

被子植物胚胎学

Я. С. 莫基列夫斯基

(Я. С. Модилевский)

趙世緒 譯

北京農業大學

乌克兰苏维埃社会主义共和国科学院

植物研究所

Я. С. 莫基列夫斯基
(Я .С. Модилевский)

被子植物胚胎学

6216536

乌克兰苏维埃社会主义共和国出版社

基辅—1953

中科院植物所图书馆



S0001934

中華民國二十九年

教育部

教育部

55

中華民國二十九年

这本专论是原著，它将1952年以前的有关被子植物胚胎学的资料汇集了起来。

书中对于胚乳在胚，种子以及果实发育中的作用上提出了新的见解，并提出被子植物胚囊产生的新假说以及对世代交替的新解释。

这本书是供给农业工作者、高等学校教师和生物系学生用的。

編 輯

乌克兰苏维埃社会主义共和国科学院院士Д.К.捷洛夫 (Зеров)

根据乌克兰苏维埃社会主义共和国科学院编辑出版委员会决议出版

目 录

緒言

第一章、雄配子体.....	4
第二章、雌配子体.....	14
第三章、授粉.....	34
第四章、受精.....	54
第五章、胚胎发育.....	69
第六章、胚乳和它在种子与果实发育中的意义.....	75
第七章、胚胎发育和阶段发育学说.....	88
第八章、无融合生殖，多胚现象和单性结实.....	98
第九章、关于被子植物胚囊的起源问题	112
第十章、被子植物的世代交替与阶段发育学说	123
第十一章、胚胎学在分类学问题中的意义	132

緒 言

许多生物学者和植物学者，以为显花植物胚胎学是任务狭窄的学科。这种概念，部分地与这个科学出现的时间很短有关，那时，研究者只限于描述生殖器官的形成和胚胎发育。甚至还有这样的研究者，他们把胚胎学作为只是胚发育的科学。但是对显花植物胚胎学范围和内容的这种限制，已经属于过去了。

本质上属于国民经济和农学的、提高产量的任务，从生物学观点上来看，可以想象为结实过程的研究。И. В. 米丘林以自己多方面的研究创造性的使这个领域复兴和深入了，他在自己著名的格言中，鲜明的表示了这点：“我们不能等待自然的恩赐，我们的任务是向它夺取”。

И. В. 米丘林加深了，并且进一步发展了植物受精的概念。他坚持而仔细地用实验的方法，深入了对开花和结实的认识。这个方向在以选择性原理来改变植物本性的祖国遗传学者以及选种学者的许多工作中，得到了热烈的反应。米丘林的无性杂交原理，也开始采用了胚胎营养嫁接的形式，即把胚嫁接在另一种植物的胚乳上。

只要指出这两点就可以相信，在从И. В. 米丘林学说的观点出发所发展的胚胎学面前，展开了广阔的前景。在这些条件下，植物胚胎学中描述方法的意义缩小了，并且归结为进一步总结我们具体的知识，而这些知识特别是在正确的组织试验工作以及把获得的资料与实验结果相比较时是必需的。

在植物胚胎学的领域中，不能否认，研究者的思想以前就试图从胚胎学过程的狭窄形态学研究中摆脱出来。但是，在开始贯彻米丘林学说之前，这些尝试没有产生应有的效果^①。

在实验胚胎学领域中，工作的必要条件之一就是在植物上进行试验时，要考虑到外界环境条件的作用，而这正是持有形式的描述胚胎学观点的学者所忽视的。

所有上述的想法都说明，必须在被子植物胚胎学中，扩大和经常的进行实验，提高实验方法的质量，不断地改进显微技术和尽可能的观察活的材料。

米丘林学说给胚胎学提出了一些新的任务，它所包括的问题范围，要比描述胚胎学广泛得多，而且有些任务直接与显花植物的生物学和生殖生理学靠近。因此，本书是以发育的原理为基础编写的，里面有几章是外国作者所编写的植物胚胎学著作中所没有的，另一方面，没有包括一些描述性的具体细节，以使某些胚胎过程的主要之点不受到掩盖。

^① 此处译者删去了一句。

第一章

雄配子体

被子植物花的形态和解剖描述不属于本文的任务，而雄蕊发育的描述，我们也只限于需要叙述有关雄配子体的资料时才提到它。

花中有一个或许多雄蕊，它们在一起总称为雄蕊群(雄器苞)。例如，许多兰科、杨柳科植物的雄蕊最少(1—2个)；有些科，如木兰科，毛茛科，樟科，睡莲科，椴树科，蔷薇科等的代表上可看到大量的雄蕊。

被子植物的代表上，雄蕊的类型以及它们与花的其它部分连接的方式，是极为多样的；在大多数情况下，雄蕊是自由的处于花中，但是，它们彼此之间，或是与花冠、雌蕊的某些部分，也时常连接在一起。大多数的种里，雄蕊在花中的构造是相同的，但是在个别的科里，雄蕊群可以由长度不相等的(唇形花科，十字花科)，或是形状有些不同雄蕊组成。雄蕊是由均一的分生组织细胞组成的，以突起的形式存在。很快地这个突起就开始分化。最初形成雄蕊的上部就是花药；后者是由对称的两半组成，以较狭窄的部分——药隔——连接在一起。然后以插入生长的方式，从突起的基部形成花丝，花丝可有不同的形状。沿着花丝和药隔(花丝的延长)有转变成维管束的原始形成层束通过。

药隔一般很狭窄，但是有时变宽，例如在夹竹桃科(Apocynaceae)，萝藦科(Asclepiadaceae)上。有时它突出于雄蕊的花药之上，例如，在细辛属(Asarum)上。有些被子植物的代表上，花丝被茸毛复盖着。

花药可能具有不同的形状，在成熟时纵向裂开，极少数的也有以横裂，开孔或活瓣方式开放的。

在槲寄生(Viscum)上，花粉室是分开的；因此它们之中的每一个都是单独的，在外面以裂缝的方式张开。大多数的被子植物中，花粉室是成对的靠在一起，所以在一对相邻的花药室上，就有一个共同的大纵裂缝，这一对花药室同时裂开。象有些近于石南科(Ericaceae D. C.)热带植物一样，两个花药室以横裂方式开放的情形是少有的，石南科中，例如，在熊葡萄(Arctostaphylos)上，花药室上面开一小圆孔，圆孔位于花粉室顶端；在越橘(Vaccinium vitis idaeae L.)上也是一样的；在小蘖上，花药基部产生横裂缝，裂缝朝向花药的顶部分开，形成象活瓣一样的东西，两个花粉室同时大大张开。一般纵裂缝是出现在花药的里面，花粉散落在花中；假若雄蕊药隔的上部生长得很强烈，则它就向外弯曲，将花药曳出，自然，裂缝也是在外面，因此花粉也就散落在外面。

花药是固定的着生在花丝上，但是有时(禾本科，百合)着生的地方非常细，以致于花药变成摆动的了。

上面列举的只是不多的例子，尽管雄蕊是多样的，但是，绝大多数的植物上，雄蕊的分化过程是相同的。

原始细胞的表层转变为花药的表皮，上面可能有气孔。下表皮也以平周方式分裂，产生二或几层细胞，其中两层具有极重要的意义。一层直接地处于表皮下，称为纤维层。它的细胞侧壁和内壁加厚，可以促使花药壁的裂开，使花粉散出。某些水生植物，例如，水鼈科（*Hydrocharitaceae*）以及闭花受精植物上没有纤维层。

同时，花药每一半的中央部分，沿着雄蕊轴的长度，在两个地方形成细胞群，体积很快地增大，在周围较小细胞的衬托下，很明显的可以区别出来。这两组彼此分离的细胞，就是初生造孢细胞。这样，在一般情况下，花药的每一半含有两组造孢细胞，而整个花药有四组造孢细胞。

与上面所描述的花药典型构造不同的情况相当稀少。有些情况下，由于雄蕊的分离，其中只看到两个花粉囊（锦葵科的种）；另一些情况下，正相反，由于在形成花粉囊的早期长出了隔膜，花粉囊形成的数目就相当多。

槲寄生上，雄蕊中花粉囊的数目可达到20或更多，而雄蕊本身在形态上也与正常的有很大的不同。

造孢组织周围还产生一层细胞——氈绒层。纤维层和氈绒层之间，可以形成一到几层普通的分生细胞，以后它们就逐渐溶解了。

这样，幼小的花药是由表皮、纤维层和氈绒层构成的壁，和四组初生造孢细胞组成的。

初生造孢细胞，在雄蕊形成的最步阶段，某些时期内，还以体细胞分裂方式繁殖。但是在一定的时期，这些细胞的核中，开始减数分裂，从这时候起，这些造孢细胞就称为花粉母细胞。

上面已指出，造孢组织被一层氈绒细胞所包围，它们一般是从雄蕊壁细胞产生的。在一些多心皮目，水鼈科以及某些其他植物上，氈绒层是从造孢细胞形成的，那时的造孢组织还只进行体细胞分裂。槲寄生（*Viscum album*）花的所有器官，在构造上是具有相当大的次生改变的，在造孢组织周围，根本不形成氈绒层。靠近造孢组织的细胞，有些变厚而逐渐的转变为雄蕊壁周边的体细胞。

氈绒层细胞，大部分都含有两个有时四个或甚至更多的核。在桑树（*Morus*）上，这些核可以融合在一起，然后从新分裂，这样就变成多倍体的了。氈绒层细胞和它们的核，比其他组成花药壁的细胞和核都大。细胞是长方形的，沿着花药轴的方向有些伸长。雄蕊逐渐成熟时，氈绒层细胞中形成较大的液泡，这些细胞的细胞质，在液泡形成以后也还是很浓的。这些细胞形状就说明它们对花粉形成的营养具有重要作用，所以有些作者称之为氈绒分泌层。

在某些植物上，例如，鴨趾草和向日葵（*Helianthemum annuum*），花粉粒形成过程中氈绒层细胞壁溶解，而它们的核和细胞质进入花粉囊，用自己的内含物浸洗成熟的花粉粒。这些融合在一起的原生质体，形成共同的原生质团，称为周缘质团。

花粉母细胞以及它们的核，与周围细胞的区别很明显，因为花粉母细胞是很大的，充满了很浓的细胞质，并且没有液泡。

这些細胞的另一个特点就是，核与它周围細胞质的界限不明显，因此，核膜很难观察到（在材料固定正确的情况下可以看到）。

每个花粉母細胞，在减数两次分裂以后，产生四个年幼的花粉粒，最初，四个細胞组成一组。

年幼的雄蕊中，造孢组织是由彼此紧密靠近的細胞组成，所以这些細胞是多角形。大多数双子叶植物中具有这种构造。在单子叶植物上，例如，禾本科植物，时常在减数分裂的前期花粉囊就开始某些横向生长，使花粉母細胞靠向囊绒层，而在花粉囊中形成腔，同时母細胞也变成圓形。形成四分体时，有时更早些，被子植物所有代表的花粉母細胞都变成圓形，逐渐彼此分离开。

从花粉母細胞过渡到年幼的花粉粒有两种方式。一种情况是，花粉母細胞核在减数第一次分裂后形成隔膜，把細胞分成两个子細胞，在减数第二次分裂后，其中每一个細胞中也形成相应的隔膜，结果，产生四个花粉粒。这种形成的方式称为順序的或演替的。

另一种情况是，减数第一次分裂时，花粉母細胞并不分为两个子細胞；只是在减数第二次分裂之后，細胞的共质体才在内部形成隔膜，而同时分成四个花粉粒，每个里面有一个核。这种花粉形成的方式称为同时的。

順序类型的花粉形成是单子叶植物所特有的，而花粉的同时形成类型是双子叶植物所特有的。但是，也有例外。例如，在鳶尾科（*Iridaceae*），莎草科（*Cyperaceae*），兰科（*Orchidaceae*），棕櫚科（*Palmaceae*）中，同时形成类型占大多数；同时，在萝藦科（*Asclepiadaceae*）双子叶植物中，花粉形成的順序类型却广泛存在。在多心皮植物（*Polycarpicae*）中，两种花粉形成的类型都存在，这是值得注意的事实，而在某些代表中〔樟科，睡蓮科，馬兜鈴科（*Aristolochiales*）〕，同时形成类型是占优势的。

减数两次分裂后，花粉母細胞中同时形成四个花粉粒的过程研究得还不够精确。它大概是按下列方式进行。在减数第二次分裂之后，所有四个核位于細胞的角上，好象角和棱都变圓了的四面体。四面体細胞表层的細胞质中部切面上凹进去；一直深入到細胞的中心，就碰到一起了。这样就产生了四块原生质体，每块中都有一个核。然后花粉母細胞的壁就溶解了。因而，在减数两次分裂中，纺錘体并不参加形成花粉壁。

因为在单子叶植物中，花粉形成和隔膜产生的順序类型占优势，而在双子叶植物中，花粉粒的隔离是以产生陷凹的方式同时形成的，则产生了这样的问题，能否从系統发生的观点来利用这个现象？

但是把这两种花粉形成的方式，与被子植物相应代表在分类上所处的地位作一比较之后，就得出了十分矛盾和不可靠的结论来。假若考虑到，某些研究者把花粉的同时形成类型认为是比较原始的，则这个特征的系统发育的意义就更为可疑了，因为在这里，細胞的分裂与核的分裂并不处于紧密联系之中，而根据那种想法，却把順序类型看作为是导生的。另一些研究者，持有相反的见解，其根据是，苏铁（*Cycas*）的花粉是按順序方式产生的。然而，在同一属中，例如，马兜鈴属（*Aristolochia*），两种方式的同时存在，使得对这个问题的解释更复杂了。

双子叶植物中，四分体阶段的花粉粒，一般排列得象四面体一样，而在单子叶植物中，是等双面体。也可以遇到例外的直线或呈T形的排列方式。生长在海边，而一般称为海草的

水生植物 *Zostera* 的花粉，具有直线形，长达 2000μ 。在花粉母细胞的减数两次分裂中，纺锤体是定向的，因此分裂是沿着长轴进行。在这种植物的某些材料上，四分体中的花粉粒，形成的方位可能是不同的。有时也会产生二分体，代替了花粉的四分体。这种现象发生在不正常的减数分裂中，时常在无融合生殖的植物上看到，有时也与假均等分裂，或再生分裂的有性生殖植物有关，而导致形成含有不是单倍体的，而是双倍数目染色体核的配子体。在杂种上，也时常由于减数分裂破坏，而产生不是四个而是更多，在极少数的情况下，也可能是更少的不同大小的核。

正常条件下，在花粉室中，通过上述方式产生具有一个核的年幼花粉粒。大多数的植物上，花粉粒彼此分离开，并且最后成熟时有两层壁。外面比较坚硬的，角质化的，称为外壁（Экзина），具有一定的形状，它的表面上有不同形状的形成物，是不同分类群植物所特有的。外壁透性弱，但是有孔，通过这些孔，薄的内壁（Интина）突出来。并且长成花粉管。外壁具有高度的化学稳定性，甚至不溶解于浓硫酸。看来，它不含有纤维质，但是含有果胶质。内壁或是由纯纤维质组成，或是由果胶质，或是由两者的混合物组成。

花粉粒的壁是细胞质的产物。花粉母细胞的膜含有许多果胶质，最初形成的花粉四分体隔膜，并不保留下来，它们起初膨胀，然后就完全溶解了。

不同植物的花粉，不仅在自己的大小，形状和外部构造上有区别，同时在传播的方式上也有区别。大多数植物上，花粉粒彼此之间是分开的。但是，在高度适应于异花授粉的植物上，例如萝藦科（*Asclepiadaceae*）和兰科，花粉是粘在一起的。在有些兰科植物上，例如，腐生兰属（*Neottia nidusavis*），花粉粒连接在一起成为四分体，在另一些兰科植物上，所有花粉粒连接成一个形态整体，称为花粉块。当花粉粒连成四分体时，它们有共同的外壁。

虽然所有被子植物代表的四个花粉，是平均发育的，但是，在莎草科（*Cyperaceae*）上四个花粉粒中，只有一个发育，而剩余的三个退化了。四个核中只有靠近胚珠层的那个，保留下来，剩下的三个，离这些营养细胞较远，就退化了。

单核的花粉粒是小孢子，由它发育成雄配子体。

第一次分裂之前，在单核的花粉粒中一般产生液泡，位于细胞中央，因此核就移向花粉粒的边缘，靠近花粉壁。在热带生长的植物上，雄配子体初生核的分裂在孢子形成后，立刻就开始了，在温带，花粉初生核的分裂，是在孢子形成后经过几天，甚至于几个星期。有些植物上，例如，白桦、榆树，雄蕊是秋天，甚至于夏末形成的，花粉在单核状态下越冬，并且在下一个生长期的春天开始时，很快地渡过自己的发育周期。

花粉粒的初生核开始分成两个，由于纺锤体的两极，存在的时间长短不同，一般它是不对称的。朝向花粉壁的一极，就是生殖极，比对面的营养极形成的要慢，可能，部分是由于靠近生殖极细胞质较少的缘故。花粉第一个核分裂后，产生两个细胞；一个小的称为生殖细胞，另一个大的是营养细胞。形成生殖细胞时，花粉粒中纺锤体的方位，决定了生殖细胞在花粉粒中处于靠近壁的位置。并且生殖细胞可能位于花粉粒的外部（从年幼花粉粒初生四分体组成的四面体来看）。例如，在 *Vaccinium* 属的种中，或许多兰科植物上。也可能位于内部，例如在鸭跖草、灯心草（*Juncus*）和在大多数莎草科植物上。也可能在放射径切壁上，例如在葱（*Allium*）上，最后，或是在花粉粒的角上，如在百合、铃兰上。生殖细胞向营养细胞内部移动时，就陷入后者之中，但与它的表层不断开。这种陷凹在终了时，生殖细胞还

与花粉粒的内壁，通过细丝连在一起。由于这种细丝的重新联系，生殖细胞就处于营养细胞之内了。

莎草科植物上，花粉粒初生核的分裂，不象其他被子植物一样，是靠近花粉壁进行的，而是在花粉粒中心进行。在小核周围沉积一部分花粉的细胞质，这样，就在正形成的生殖细胞周围分泌出表层；表层的外面平行地形成了属于营养细胞的细胞质表层。

生殖细胞核，总是小于营养核，并且具有很小的核仁；有时后者不存在。这两个细胞以后的命运是不同的，这就说明了，在它们的内部产生了不同的生物学特征。

生殖细胞的内含物研究得很少。在某些石蒜科和鳶尾科（水仙属 *Narcissus*, Крокус）上生殖细胞中发现叶绿体；黄顶冰花（*Gagea lutea* L.）的生殖细胞中，有无色的质体。百合的生殖细胞中，找到特殊的内含物。在水仙属，马利筋属（*Asclepias*），长春花属（*Vinca*）的生殖细胞中，曾确定含有粒线体和液泡。

用活材料研究花粉粒和花粉管时，К.Ю. Кострюкова 曾确定，一些石蒜科的生殖细胞和精子细胞中有液泡。此外，她还发现，在欧百合和其他百合的活花粉管中有染色的颗粒。这些颗粒具有浅绿色，位于生殖细胞的尖端，在后者分裂后——就位于精子细胞相应的一端。因为在固定的材料上，这些地方是被四氧化汞染成黑色的腔，Кострюкова 就把它们比作高尔基体。

年幼的花粉粒中，主要只是看到脂肪滴，淀粉是在它们生长过程中形成的。个别情况下，如在 *Najas major* 上，淀粉粒几乎充满了营养细胞。有些被子植物代表中，有时可以看到蛋白质的结晶体。



图 1 *Haemathus albiflos* Jacq. 雄配子的发育 (К.Ю. Кострюкова)

a—生殖细胞处于靠近壁阶段的花粉粒。生殖细胞的表面成为凸形的。可以看到带核仁的生殖核，把两个细胞分开的膜，和圆形的营养核；б—生殖细胞进入营养细胞的阶段；в—生殖细胞变圆的阶段。



图 2 *Nicotiana Bigelovii* 雄配子体的发育 (Я.С. Модилевский)

а—带有两个精子细胞的花粉管；腐生兰 (*Neottia nidus avis* L.)；б—精子细胞核之间，带有成膜体和隔膜的生殖细胞核分裂末期；

в—带有精子细胞的花粉管；留切斯查斯362号小麦；г—带有营养核和两个伸长精子细胞的花粉粒。

Кострюкова在百合科和石蒜科不同代表的活材料上，曾很详细的研究了生殖细胞形成的过程。单核的花粉粒被细胞质表层所包围，并且一般具有大的液胞。圆形的核处于靠近壁的一层细胞质中，花粉第一个核分裂后产生的生殖核和营养核，彼此以很薄的微粒状膜分开，这个膜转变或最初仍是颗粒构造的隔膜；然后生殖细胞变成比较凸状的，因此开始更深入到营养细胞的细胞质中去了。区分两个细胞的隔膜，变成双线的，并且折光性增强。同时，生殖细胞与花粉粒壁的接触更少了，最后，生殖细胞与花粉壁完全隔离开，就在各方面被营养细胞的细胞质包围了。最初，生殖细胞呈圆形，而它的壁，是由折光性强的一排颗粒组成。在后来，生殖细胞的形状改变了，开始伸长，而普遍呈透镜形。

可以指出一些与正常的花粉形成过程不同的情形来，如形成两个生殖核或营养核或是象在杂种上一样，植物花粉中产生另一种增加核数量的类型。最值得注意的反常情形，是在风信子和大叶山慈菇上看到的，关于这些将在以后谈到。

生殖细胞，在自己最初发生时，总是靠近花粉壁，以后与后者分开，并且自由地在营养细胞质中漂游，获得自己特有的长纺锤和月牙形状，并且两端有些尖锐。

生殖细胞的长度，可以与花粉粒的直径相同，如在菟丝子 (*Cuscuta*) 或在莴苣属 (*Lactuca*) 上所看到的。在热带植物 *Ponederiaceae* 科的 *Monochoria hastaeifolia* 花粉粒中，生殖细胞象鞭子一样弯曲，因为它的长度超过花粉粒直径的一倍半。由于生殖细胞细胞质外层的特性，它很清楚的与营养细胞的细胞质区分开来，它可以在营养细胞中自由移动。生殖细胞核在健康的正常的花粉粒中，就象某些作者企图证明那样，从来不直接与营养细胞的细胞质接触。

因为在固定的材料上，花粉粒保持近于自然状态下的形态内容是很困难的，因此，无论在花粉粒中或是在花粉管中，有关生殖细胞和雄性因素的讨论是有矛盾的。在避免产生人工效应的任何适宜的条件下，尝试研究活体状态的含有这些成分的花粉粒和花粉管是很及时的。

曾经在百合科，石蒜科的许多代表上，尤其是欧百合 (*Lilium martagon*) 上，自从Навашин在它上面发现了双受精之后，它就成为经典材料了，在铃兰，*Clivia miniata*, *Crinum Hildebrandti*，水仙属，黄精属 (*Polygonatum*) 及一系列其他植物上也进行了这样的观察。

无疑地，对所有被子植物来说，成熟花粉中具有生殖细胞是它们的特征。根据Кострюкова，由于铃兰花粉的外壁是透明的，因此在活材料上观察生殖细胞，就可能说明一些细节。生殖细胞没有具有纤维质反应的坚固外壁。

与包围生殖细胞的花粉粒细胞质和花粉管细胞质相隔开的，生殖细胞细胞质的表层，可塑性是很强的，生殖细胞移动时，不阻碍它改变自己的形状。这个折光性强的外层，看来，具有任何植物细胞原生质表层的物质化学特性。

由于生殖细胞是以这种方式隔开，就得出结论，它的营养是来自营养细胞，已知，在花

粉粒形成结束时，生殖细胞从各方面都被营养细胞所包围。物质交换是通过所指出的颗粒状膜的那层细胞质，而且营养细胞成了生殖细胞利用的材料；因此，营养核就变小了，核仁消失；营养细胞细胞质中的颗粒也消失了。

兰科植物上的观察，可以作为成熟花粉营养细胞和生殖细胞物质代谢区别的间接指标：营养细胞的静止核，把这个细胞的去氧核糖核酸给了细胞质，但是，在生殖细胞核中，它却保留着；氨基酸——精氨酸也有类似情形。

许多植物上，花粉的成熟结束于两个细胞的阶段，在这种状态下，它落到子房的柱头上。这些花粉粒称为两个细胞的。但是，在有些植物上，成熟花粉中的生殖细胞还进行分裂，它的核分为二个精子细胞。后者的特征一般是伸长的，两端有些尖。精子的核在细胞中央，被很薄的一层细胞质所包围。靠近精子尖端的细胞质就得更清楚些，并且与营养细胞的细胞质是有界限的，两个精子细胞是处于营养细胞中。这种花粉粒是三个细胞的。

两个细胞的花粉粒中，当花粉粒在柱头上和花柱中生长时，已经在花粉管中生殖细胞才分裂为两个精子。但是，在这种条件下，精子细胞的形成原则上与它们在花粉粒中的形成没有甚么区别。

虽然比较大的分类学单位中，具有一定类型的花粉，但是也曾确定，甚至在一个属的不同种上，花粉类型也有区别；如欧百合(*Lilium martagon*)的花粉是两个细胞的，而天香(山)百合(*Lilium auratum*)的是三个细胞的。因此，这个特征在系统发育的意义上是有局限性的。

活材料的研究证明，就象生殖细胞一样，精子细胞也以自己折光性强的细胞质表层与花粉粒的细胞质相隔开，这表层是具有弹性的，它不含有纤维质，并且使细胞可以改变自己的形状。

生殖细胞分裂成两个精子时，在后者之间形成隔膜。我们还是1918年在腐生兰上首先看到了它。在活材料上，Кострюкова利用文珠兰，欧百合，水仙属和一系列百合科和石蒜科的代表，详细地观察了隔膜的形成。隔膜形成时，例如，在郁金香上，最初，它的两边出现明亮的带有小液胞的条状物，融合成共同的透明层。细胞板成为分离两个精子的平面，每个精子中，在透明的边缘上出现质膜。

关于生殖细胞核有丝分裂的性质有两类的观察。根据一些植物生殖细胞的研究，观赏郁金香(*Tulipa Gesneriana*)，*Amarillis*属的种，烟草，*Forsythia Viridissima*，*Bryophyllum Pinnatum*(景天科(*Crassulaceae*))生殖细胞的分裂，与一般的有丝分裂一样。所列举的植物中，前期是正常的，中期时染色体排列在赤道板上，而且形成清晰的纺锤体。

根据另一种见解，具有正常构造的纺锤体并不出现，但是这个纺锤场中，作用的机制和力量照常存在，并且决定了染色单体正常的分离，而且认为后者的分裂和分离是不协调的。

在活材料上，生殖细胞和精子细胞的细胞质中，可以看到染色的小颗粒。在百合上，以前已指出，这些小颗粒象很细而卷曲的，充满了液体或半液体物质的小孔道，它们具有微黄色或淡绿色。生殖细胞分裂时，染色小颗粒分解成小块，位于正形成精子细胞的极。根据Кострюкова的意见，既然这些小粒具有液胞的性质，它们可能与高尔基体相近，而Guilliermond, A曾认为高尔基体是液胞的最初阶段。

由于细胞学技术的不断改善，在不同属和科的代表上越来越常看到成熟花粉粒和花粉中的精子是以细胞形式存在，而不是光裸的核。现在，根据В.В.Финн的计算，已经确定，属于70个科的单子叶和双子叶植物的245个种中，有精子细胞存在。

这种情况使得 Финн 认为，所有被子植物中都是形成精子细胞。此后Кострюкова在欧百合的活材料上，精确的肯定了精子细胞（与以前Навашин的古典资料相反），应该认为，这种报导是正确的。

被子植物雄配子的构造上，可以看到明显的多样性。在一年蓬(Erigeron)上，精子细胞几乎是园形的，在苧麻上是棒状的，而在百合和松鸡(Tetrastix bonasia)上是软虫状。根据С.Г.Навашин的资料，松鸡的精子，在开始受精之前就失去了自己特有的形状。在柳叶菜科(Onagraceae)里，它们是椭圆形。在苦草属(Vallisneria)上也是近于园形的微扁圆形。两个精子一般大小相同。但是在个别植物上有不同的资料，那些植物里，与卵细胞结合的精子比另一个小些；而在另一些情况下，可以迂到相反的情形。有些研究者确定，大精子与卵细胞结合，例如，列当(Orobancha cumana)。根据另一些人的资料，正相反，与卵细胞结合的是小的精子（鳶尾、松鸡和某些其他植物。）当考虑到胚囊中同时看到两个精子的可能性非常少时，而且它们一般在制片上的方位不同，所进行观察的可靠性，可以认为只是相对的。

精子逐渐朝向胚囊的移动中，可以改变自己的形状。如在苦草属上，直径不等长的精子，当花粉管进入子房腔时，明显的伸长，而当花粉管内含物流入胚囊时，又再变成园形。许多植物上，当受精时细胞核具有“静止核”的形状，但是在另一些植物，也看到其他状态的核。根据某些人的意见，堇菜属(Viola)和松鸡雄性细胞核染色质的网状形态，说明是处于前期状态，而根据另一些人的意见，是处于末期状态。有些情况下，例如，在菟丝子(Cuscuta)上精子核中看不到核仁。在另一些情况下，核仁很清楚的可以看到，例如，在紫斑沙列布(Orchis maculata)上，那里甚至有的好几个核仁，腐生兰上也是一样。

虽然没有坚固的膜，但是精子细胞一直到受精的时候，还能保持自己的独立性，它们在胚囊中的存在是已经证实了的。

被子植物个别的代表（百合科）中，精子细胞里曾看到质体，淀粉粒和粒线体。

К.Ю.Кострюкова 比较深入的研究了被子植物上两个精子参加双受精过程的性质。利用石蒜科和百合科活体和固定材料的研究中，她证明，当形成雄配子体和配子时，在所有世代中，细胞是异质性的。从年幼的单核花粉粒，发育为配子体的整个过程，可以归结为三代的细胞。在第一次分裂中，一个细胞，母细胞，变成营养细胞，并且保存了与最初单核花粉粒明显相似的形态。子细胞，生殖细胞，无论在形态上，或是在功能上，都与它有很大



图3 精子——细胞（根据К.Ю.Кострюкова）

а-欧百合(Lilium martagon L.),精子细胞染色小粒位于细胞的两极。可以看到把两个子细胞隔开的很薄的板膜；б-Agapanthus praecox 在花粉管中的精子细胞。

的区分別，。它自己又产生第三代的原始体，精子细胞，而且自己在以后的发育中转变为另一个精子细胞。

Кострюкова 观察了两个精子在构造上的细微形态区别，并以这些观察支持上述想法。例如，精子子细胞与母细胞相比，在发育上有些落后，这就影响了液胞的形成和核中染色质的状态。精子的异质性还表现在，走在前面的配子是年幼的子细胞，在功能上是适合于与卵细胞结合的，而第二个配子，是与胚囊中由两个极核组成的中央细胞结合。

从我们这方面，认为需要指出下列情况。生殖细胞分出精子子细胞之后，它自己一方面继续发育，同时还发生剧烈的改变。主要的改变就是，象任何细胞一样，生殖细胞只能分裂；分裂后，变成了第二个精子，它就丢失了这个特性，但是都获得了配子的专有特征，就是与另一个配子融合的能力。

花粉粒逐渐成熟时，营养细胞核开始退化，某些植物上早些，在另一些上晚些。被子植物的某些代表中，还在花粉粒中时，它就开始分解了，例如，在黑麦(*Secale cereale*)和黄鹌菜属(*Crepis*)的种上。但是这种情况，一点也不影响花粉粒的发芽以及花粉管进一步的生长和移动。另一些情况下，在花粉管中营养核还很清楚的保留自己着的形态特征，或是变成一种不寻常的形状，伸长为丝(苦草属)，以致于这种营养核的长度，超过它直径的27倍。在退化的过程中，营养核染色逐渐变弱。但是，正如某些作者所指出的，营养核的退化，还并不说明在变成花粉管的营养细胞中，任何功能的消失。看来，正如同失去核的筛管一样，花粉管与雌蕊组织多方面的相互代谢中，具有很大的活跃性。米丘林学派对受精过程的见解，无可置疑地证明了这点。关于这些，将在有关章节中详细讨论。

在涉及到伴随雄配子体发育所发生的异常现象时，应该指出下列情况。个别情形下，花粉母细胞的体积剧烈的增长，很明显与相邻细胞区别开来。Бейлиус在馬鈴薯上看到了这种情况。

两个母细胞，曾比其他的大得很多而甚至与胚囊母细胞更相似些。这种比较是有根据的，因为在风信子(*Hyacinthus orientalis*)上，成熟的普通花粉粒中，曾看到非常大的，有8个核的，并且具有一些与典型胚囊相似的形态特征。减数分裂时，用高温作用，曾引起类似的异常现象。在进行物理化学鉴定的基础上，可以说，这些花粉粒出现了雌性倾向。

这些花粉粒与典型胚囊的相似，还不只限于形态特征。这类的胚囊还显示出雌配子的功能。在人工培养基中，培养正常的和上述异常的混合花粉粒证明，正常的花粉管朝向巨大的花粉粒生长，并且甚至进入后者之中。在某种情况下，正常花粉管的内含物，以精子的两个核的形式流入生理变态花粉粒的内部。类似的向化性间接地证实了这些大花粉粒的雌性，并且也证明，它们在生物学上朝向雌性改变。

同一花粉囊中，个别花粉粒与性别形态和功能的这种改变同时发生的生化过程，看来，证明在总的综合物质中，极微小的生化性质区别，就决定了在花中形成或是雄性配子或是雌性配子。

在大叶山慈姑(*Ornithogalum nutans*)上，也可看到，花粉粒中雄配子体转变成雌配子体。大叶山慈姑的胚囊中，分化得如此细微，甚至可以区别其中那三个细胞组成卵器，那三个形成反足细胞。

在远缘杂交所产生的杂种上，减数分裂的破坏也引起花粉内部分的失常。在花粉中，

最初的两个核时常会排列成这样，好象使花粉分成相等的两个细胞的样子，或是两个核彼此相距不远，并且不以隔膜分开；核的分裂一般并不伴随着花粉粒内含物正常的形态分化。常有这种情况，由于减数分裂的破坏，产生具有双倍数目染色体的花粉粒。这种现象，在正常植物上被認為是例外。正常植物上，所有正常花粉粒中间，形成二倍体是个别的。

假若确定被子植物和裸子植物雌配子体之间的相似，是有一定困难的，并且很大程度上，是基于推论(关于这个，在以后的章节中将要談到)，则确定这两个门雄配子体之间的相似，就没有那些困难。在苏鉄目，松柏目，麻黄目的代表上，自然地，我们看到，在小孢子发育和它的萌发上，有一定的多样性，但是，上述裸子植物各目，在小孢子发育上与被子植物花粉发育之间的相似性，一下就看出来了。区别可归结如下，在裸子植物上，当小孢子萌发时，还可以追究细胞的形成，它们是简化到很少数细胞的原叶体残余。

上面已看出，被子植物配子体只归结为两个细胞——营养细胞和生殖细胞；后者自己又产生两个精子细胞的原始体。

曾确定，有些裸子植物上精子细胞核大小不同；同样的现象，在某些被子植物的代表上，也观察到过。

这样，我们就可以证实，裸子植物和被子植物雄配子的相似性了，并且后者配子体简化到极限，因为配子体的体躯变成一个营养细胞，而雄器（精子囊），变成一个生殖细胞。



图4.雄配子体转变成雌配子体。

东方风信子—*Hyacinthus orijn tales* (根据Stow)

a—花粉粒中胚囊的发育。分裂为四个核的阶段；中期；b—花粉粒中正常类型的胚囊，有些图式化了的；c—另一个品种风信子的花粉管进入花粉粒中的胚囊。

第二章

雌配子体

有关被子植物胚囊形态的最初研究，开始于19世纪中叶，那时，细胞学技术还处于萌芽阶段，因此很自然地，那个时代的观察带有片断的性质，而且也很不完善。最初研究者的灵敏操作和观察力是值得惊奇的，他们只利用徒手切片，就能够看到活子房和胚珠的内部，同时还认清了胚囊的主要特性。

第一个探索了花粉管生长道路的 Amici, G. B. 也是第一个(1847) 在沙列布 (Orchis) 胚囊中看到卵细胞的人。几乎是同时，Hofmeister, W. 在柳叶菜属的胚囊中，正确的描述了胚囊里的卵器和唯一的极核。

19世纪的80年代，一些研究者更精确了胚囊的构造，同时说明了它产生的途径，逐渐地也使拟定得不完善的名词规格化了。

这样，到了19世纪末叶，被子植物胚囊发育的情形就清楚了，在不同材料上的许多胚胎学研究更使学者确信，不同科和属的代表上，不管它们彼此之间分类学关系的远近，胚囊发育过程的相似性和同一性是令人惊奇的。Навашин 所发现的双受精，揭露了胚囊各组成部分的功能特性，同时还更简化了有关胚囊形态和生化稳定性的概念。

但是在20世纪最初十年中，曾发现一些植物胚囊的构造与已确定类型有明显的区别。类似的观察一直到现在还在继续。但是应当说明，尽管有大量的细节被指出，但是对被子植物胚囊的新观察，原则上并没有带来甚么新东西，要在图式中把所有这些细微的差别都表示出来的想法，只能使胚囊发育主要类型的情景复杂化。

在谈雌配子特征之前，我们首先简短介绍一下，有关胚珠形态的资料。

被子植物子房中，可以形成一个（例如，蓼科和荨麻科）到几千个（如在兰科和或鹿蹄草科 *Pirolaceae* 上）胚珠，不同的属和科的代表中，有一系列中间数量的过度类型。

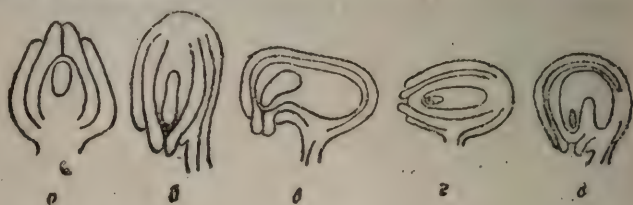


图5. 胚珠的类型——纵切面（根据 К. Прангель）

a—直生的；б—倒生的；в—弯生的；
г—横生的；д—曲生的。

我们在本章中，将不过多描述被子植物胚珠的形态多样性，只是指出，这种多样性可以归纳为五种主要类型。胚珠可分为直生的，倒生的，弯生的，横生的和曲生的，从所援引的

纵切面图中，可以推断它们的形态特性。

无论胚珠弯曲的程度如何，或在子房中珠柄与胚座的联系方式和位置如何，绝大多数被子植物的代表上，胚珠的发生和发育过程是相似的。

胚珠是以突起形式出现的，最初是由少量细胞组成的。很快地，在这个突起的基部产生一个或2个圆棱。当突起逐渐伸长时，突起就转变成胚珠中心部分，称为珠心。同时最初围在珠心基部的圆棱开始生长并且包围了珠心，它的顶端几乎连接起来，这样，就转变成胚珠的复盖物，或珠被了。

某些情况下，在珠心的顶端珠被相遇甚至会连接在一起，例如，在蕁麻科植物上就是这样，一般，珠被在珠心顶端不连在一起，留下一个孔道，称为珠孔。珠孔中分为两个部分，由直接靠近珠心的内珠被所形成的部分，称为内齿层（Эндостом），由外珠被所形成的部分，称为外齿层（Экзостом）。内齿层可以认为是外齿层的继续，或者珠孔的这两部分互相成为一角度。有时，珠被中的某一个长不到珠心的顶端。这种情况下，珠孔就只由一个内齿层，或者只由一个外齿层组成。

假若植物只有一个珠被，则某些情况下，在系统发育上可能是由两个产生的。某些毛茛科，蝶形花科（Papilionaceae），蔷薇科的代表上，唯一的珠被是由最初的两个珠被连接在一起而形成的，这样，它就成为次生的形成物了。看来，杨柳科（Salicaceae）的内珠被，在进化过程中消失了。

某些植物上，珠被完全消失了，例如，在檀香科（Santalaceae）或文殊兰（Crinum）上，它们的胚珠没有珠被。

在另一些情况下，胚珠是未分化的，单一的多细胞形成物，它具有散布在组织中的裂隙状胚囊。未分化的胚珠本身，也与子房壁长在一起，组成一个整体的细胞形成物，这种情形，就说明这类形成物出现的后生性，如在槲寄生（Viscum album），热带 Balanophoraceae 科的寄生种以及某些其他植物上所看到的那样。

珠心在自己的构造上也可以看到一定的多样性。在一些情况下（单珠被的），珠心在胚珠中是由相当多细胞组成的大形成物，在胡桃，樟树等。在另一些情况下，正相反，珠心的体躯只是由少量细胞组成的（兰科，鹿蹄科）。

这两种极端的类型之间，在不同科的代表上，可以看到一系列的中间类型。

第一种类型的胚珠，称为分离型的（大胚珠）（Красинцеллярный），而第二种称为连接型的（小胚珠）（Тенинцеллярный）。

根据珠被的数目和珠心的构造，可将胚珠分为四类：在大胚珠中，两层珠被的广泛地分布在离瓣花和单子叶植物中，某些毛茛科，樟树科，杨柳科植物是属于这类单层珠被的；在小胚珠中，如樱草科（Primulaceae）和一些兰科的是两层珠被的，而合瓣花植物是单珠被的例子。最后，上面已指出，也有的胚珠完全没有珠被，例如在檀香科（Santalaceae）和某些其他植物上。

无论何种珠心，它的外面总是包着一层表皮。茜草科（Rubiaceae）的代表是例外，它们的珠被与不发达的珠心长成一体，还有那些在胚珠发育中，有后生现象的植物也没有表皮，例如槲寄生。

在一些茜草科的代表上，可以看到，或是珠心发育不完全，但还保存着一层表皮细胞，或

是它完全消失了。后一种情况下，胚珠只是由孢原细胞组成，孢原细胞产生胚囊原始体，同时直接被发育完善的珠被包围着。

胚珠从解剖学方面研究得较少，但是，例如已知胚珠中可以有叶绿素存在。后者在唐菖蒲 (*Gladiolus communis*) 和欧百合 (*Lilium Martagon*) 的外珠被和合点中可看到，而在兰科的 *Sobralia macrantha* 上两层珠被中都有。

一些毛茛科植物，月见草以及某些其他植物上，在胚珠中可能堆积象淀粉这样的贮藏物质。

已前已指出。珠心的外面是以具有特殊角质的表皮为界限的。既然外珠被和内珠被，里面和外面都包有角质，结果胚珠中胚囊和靠近它的细胞与子房腔隔着几层细胞。因此营养物质主要是通过珠柄（胚珠在胚座上着生的地方）进入胚囊的。胚珠的下部，由它的基部生长出珠被的地方，称为合点。合点中，穿过珠柄有维管束通过。后者可能发育得很完善，或是只是由伸长的细胞组成，并且维管束或是结束于胚珠基部，或是产生分枝，穿过外珠被（若是存在两个珠被），或是穿过唯一的珠被，上升到珠孔的高度。这样的维管束在槭树科，山毛榉科，桑科，大戟科 (*Euphorbiaceae*)，毛茛科等上可以看到。

有些植物上，有时看到胚珠细胞分化得相当深刻。时常，珠被外层和内层的细胞彼此之间，在细胞和核的大小，它们的形状，液胞中的后含物，细胞质的密度和颗粒性上有明显的区别。同一个珠被上的细胞，由于所处地位的不同，其特征也有差别。例如，靠近合点与珠孔的细胞；在大胚珠珠心组织中，细胞也分化。

蕁麻科，蓼科，蔷薇等科上所遇到的称为承珠盘 (Гиббостан) 的形成物，就可作为这种分化的例子。这种形成物的细胞呈盘状堆积，而与合点其他细胞有明显区别，在一些科的植物中，它们是木质加厚的细胞，在另一些科中，是木栓化的。有时，其中累积大量的单宁和其他物质。在另一些情况下，许多被子植物胚珠组成部分和细胞的分化，间接地证明代谢过程的复杂性，这些过程在保证胚和种子的器官形成上是必需的。因此在受精前，胚珠逐渐形成时，或受精后，从胚珠形成种子时，珠被和珠心发生剧烈的变化：部分地死亡，或者在生物学上完全改组，这一切都表现在形态和生化的特征上。

珠被的分化中，应该提到胚囊的所谓绒毡层，在某些科的代表中，例如菊科，山梗菜科，亚麻上常遇到它。

小胚珠中，胚囊在自己的发育过程中，排满包在它周围的珠心细胞，这样就与珠被的内层直接接触；接着在这个时期，具有自己特殊的形状。这些从各方面包围胚囊的细胞，变成棱形的，与胚囊轴垂直的，伸长的，有些加厚的，彼此紧密和靠的细胞。它们的内含物着色很深，说明它们比邻近细胞的代谢旺盛。

受精之后，当胚珠形成种子时，胚珠的珠被变成种皮，有时成为膜状，在那里，已经看

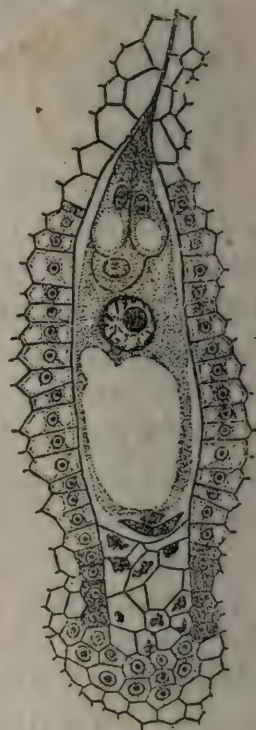


图6. 三棱山梗菜 ——
Lobelia trigona
(根据 S. B. Kausik)

不见珠被剩余细胞的痕迹。伞形花科 (Umbelliferae) 的成熟种子中, 保留 2—3 层外层细胞; 菊科上, 种皮是由很薄的死细胞组成的。

在很年幼, 刚开始形成珠被的胚珠中, 直接处于珠心表皮下面的分生细胞中间, 由于更强烈的生长, 开始分出一个细胞来。它是形成胚囊的原始细胞, 很早就称它为初生孢原细胞。在珠心的表皮下也可能不是产生一个, 而是好几个孢原细胞。由于物种的不同, 它们的数目可由一个到三百个。

这样, 被子植物胚珠的珠心中, 就出现了单细胞的, 或是多细胞的孢原组织。

孢原组织的初生细胞具有双重性。在某些种中, 它们以普通的有丝分裂方式向表皮方向分生出复盖细胞, 后者自己重复繁殖后, 可以形成一群体细胞。它们把孢原组织的大细胞推向珠心内部, 这些大细胞就转变为真正的造孢细胞。

在另一些情况下, 初生孢原细胞不分生出复盖细胞来, 而自己直接转变为造孢细胞, 这种情况下, 它们直接处于珠心表皮下面。

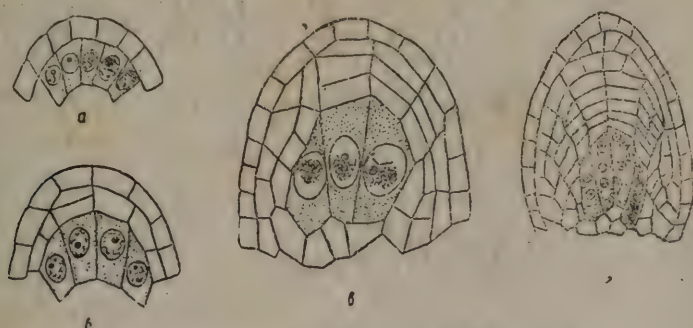


图7. 高生大戟——*Euphorbia prostrata*
(根据 Я. С. Модилевский)

a—年幼的多细胞孢原组织; б—带有表皮, 一层毡绒细胞和胚囊母细胞的上部珠心;

в—同样的; 三层毡绒细胞; 胚囊母细胞核在减数分裂早期; г—同样的, 许多层毡绒细胞; 四个年幼的胚囊, 每个有 2—4 个核。

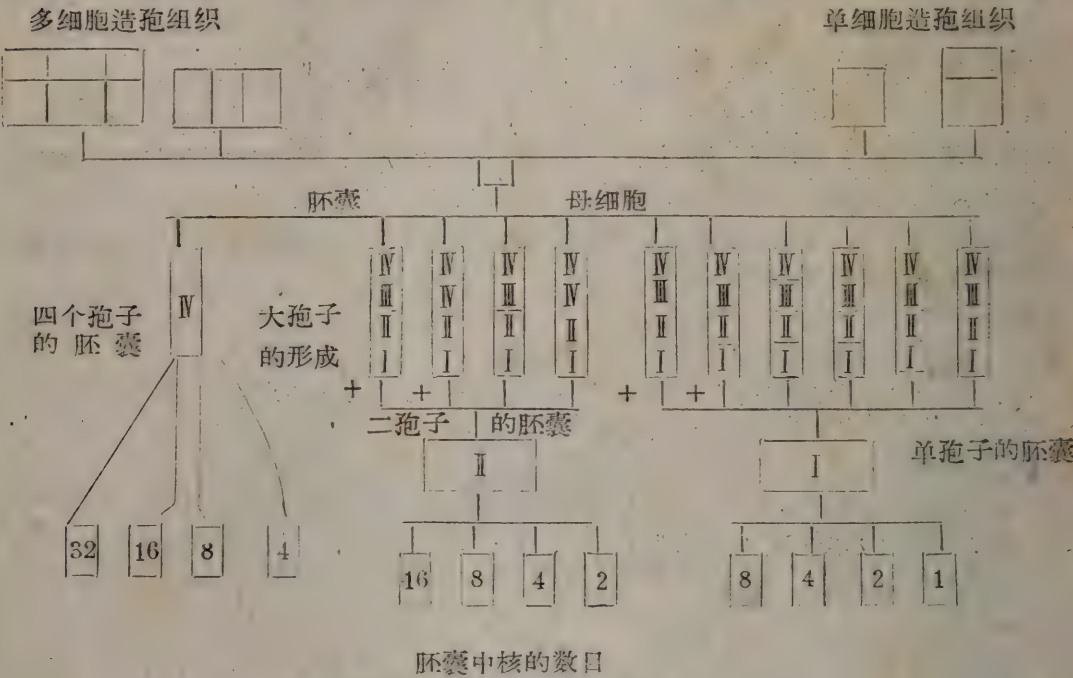
除了细胞和核变大以外, 造孢组织的主要特征, 一方面, 是核转向减数分裂的前期, 另一方面, 大量地累积细胞质, 后者完全充满了细胞腔。

这样, 我们可以把造孢组织分为四种类型: 带有分离毡绒细胞的单细胞造孢组织 (例如, 在蕁麻上); 带有分离毡绒细胞的多细胞造孢组织 (锦葵科, 某些大戟); 没有分离的毡绒细胞的单细胞造孢组织 (在烟草, 山烟上); 没有分离毡绒细胞的多细胞造孢组织 (在蔷薇科, 某些菊科上)。

应该指出, 在多细胞的造孢组织中, 不是经常能在造孢细胞和邻近细胞之间, 划出明显界限的, 邻近的细胞有时也可能具有很大的体积。只有核向减数分裂前期的转化是唯一可靠的标准。

产生胚原囊始体的造孢组织, 同时也就是大孢子母细胞, 即胚囊母细胞。胚囊母细胞减数第一次和第二次分裂的结果, 产生四个大孢子。一般它们成群的存在, 并且与珠心的轴平行。但是有时减数第二次分裂的纺锤体方位, 使得上面的大孢子与珠心轴成直角。这种情况

下，大孢子的排列象字母T一样。在一些植物上，如有时在小麦上，可以看到这种排列。有时大孢子的方位象倒过来的字母T或田。也有的植物，在不同的胚珠中，上述所举出的各种大孢子排列方式都存在。



图式1.被子植物雌配子体发育的主要类型。

在产生的细胞群里，四个大孢子之中，一般是下面的那个发育成胚囊，同时，位于上部的就死去了。大多数情况下，与大孢子形成的同时，它们中间还形成固定的隔膜，换句话说，减数分裂与细胞分裂同时进行。

也有些与这种大孢子形成和胚囊产生主要方式不同的偏差，但不影响最后结果。如减数第一次分裂后，从胚囊细胞产生二分体细胞，后者上部的细胞核或是完全不进行第二次分裂，或是不进行到底。这种情形下，细胞群是由二分体中下面细胞产生的两个大细胞和一个在它们上面停止了发育的细胞组成，结果形成了三分体的细胞。（蕁麻，蓴草属和许多其他的植物）。有时在胚囊中不是下面的，而是上面的大孢子发育，这是 *Rosa* 属 或 柳叶菜科 代表的特征。

大孢子之间的隔膜可能是临时的，在它们消失之后，所有大孢子的四个核又重新在一个细胞之中，后者转变为胚囊。但是，在这里，三个大孢子的核退化了，第四个成为年幼胚囊的初生的核。泽泻 (*Alisma plantago*) 上，是下面的核保留下来，而在 *Crucianella* 上，保留下来的是上面的核。

有时（咖啡上），大孢子之间的隔膜并不产生，但是它们以隔离的原生质体形式存在；

其中上面的产生胚囊原始体；在燕麦草（*Avena fatua*）上，胚囊原始体是由下面的原生质体形成的。

稀有的情况下，中部的任何一个大孢子可能转变成胚囊，例如 *Limncharis emarginata*。在所有列举的情况下，胚囊总是由一个大孢子形成的，而其他实际上存在的，或潜伏的大孢子总是要退化的。

这种胚囊形成的类型称为单孢子的。

只有大孢子四分体形成之后，它们其中的一个才开始形成胚囊。胚囊形成的单孢子类型中，可分为两个阶段。第一阶段，在正常有性生殖的植物上，从珠心中产生胚囊母细胞开始，到大孢子四分体形成为止，两次减数分裂也在此过程中进行。第二个阶段，是从单核的四个大孢子中的任何一个，以初生核进行一系列分裂的方式，产生成熟的胚囊和胚囊中相应的成分的分化。

年幼的，才从一个大孢子产生的胚囊，开始逐渐伸长和加宽，这样，体积就增大了。同时，由于减数分裂结果而含有单倍数目染色体的核，开始第一次分裂。

胚囊最初的两个核分开，一个转向伸长了的胚囊的上端，即移向珠孔的一极，而另一个移向下端，即向合点的一极。

生长很快的胚囊中，细胞质数量的增长减慢下来，所以在两个核中间就产生了大液胞。然后两个核一般再同时分裂两次，结果每个极上形成四个核。由于形成了8个核，胚囊的进一步发育，就表现在形成它的主要组成成分上了。靠近珠孔核的四分体，在组成一对的两个核周围，处于一个平面上的左方与右方，形成两个细胞，称为助细胞。另外两个细胞的命运就有些不同了。更靠近珠孔的一个产生卵细胞原始体，另一个核移向中央部分，仍保持在胚囊的共同细胞质中，称为上极细胞。

两个助细胞和卵细胞组成胚囊的卵器式性器官。助细胞和卵细胞内部的构造不同。一般两个助细胞体积上比卵细胞小，它们的核位于珠孔附近，而在下部，每个细胞中都有大液胞。

卵细胞一般具有梨状，核靠向胚囊中心，而液胞靠近珠孔。所有三个细胞的膜都是由很薄的质膜组成，其中没有任何后含物，即使是纤维素也没有。

胚囊合点一端的四个核中，三个产生三个细胞，称为反足细胞，而作为另一个极核的第四个核，就象上面的一个一样，保留在胚囊的共同细胞质中。不同物种反足细胞，其形状有很大的变异。

胚囊分化结束时，两个极核开始彼此相迎，一般在胚囊的中央部分迂合，在个别被子植物的代表上，可能位于靠近卵细胞的地方，靠近反足细胞的情形很少。

这样，在胚囊中我们看到卵细胞，两个助细胞，三个反足细胞和两个方位相应的极核。



图8. 多条大戟——*Euphorbia virgata* 胚囊的发育（根据Я.С.Модилевский）

а—带有胚囊母细胞的上部珠心；б—单核的胚囊，在它上面有两个姊妹细胞；в—双核的胚囊；г—四核的胚囊；д—四个核正在分裂的胚囊；е—成熟的胚囊；具有卵细胞；两个助细胞，二个极细胞和三个反足细胞。

假若我们数一下，为了形成单孢子的，8核，双极胚囊，胚囊母细胞的核要分裂几次时，则发现是五次。二次是形成单倍体大孢子的减数分裂，三次是从一个大孢子中保证分化成典型的8个胚囊。

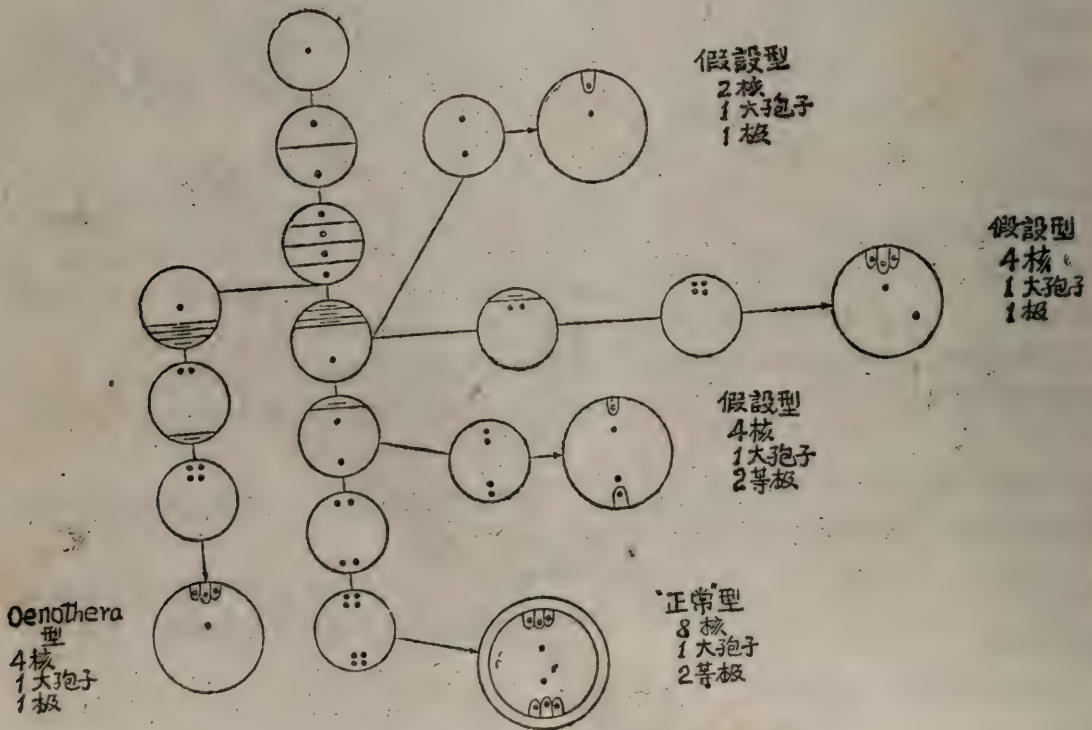
因此，这种胚囊我们可以简述为单孢子的，双极和8个核的类型。这种类型是分布最广的，称为“正常的”（典型的）。

但是，一些被子植物的代表上，两个发育阶段可能在时间上没有明显的界限，而相反的，第二个阶段在某些程度上与第一个相重合。由于这种现象，发育周期就缩短了。

因此，还存在二种胚囊形成的类型，就是双孢子的（两个孢子的）和四个孢子的。它们产生的性质以后就会清楚了。

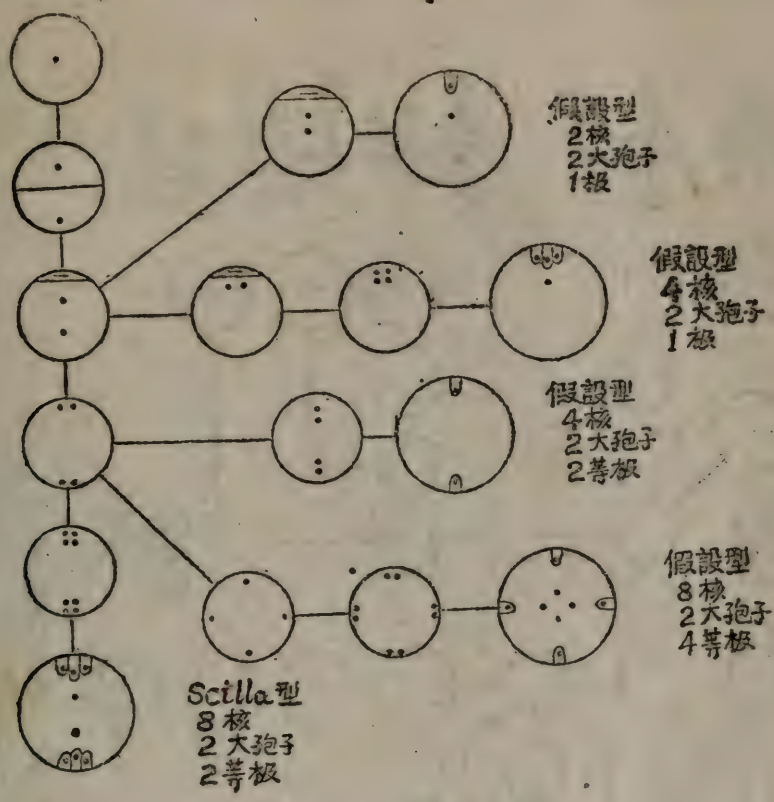
双孢子胚囊的产生可归纳如下。减数第一次分裂之后，产生二个细胞的二分体，被隔膜分开；二分体细胞的每一个核经受减数第二次分裂。但是二分体每一个细胞中的两个单倍体核，在这次不被隔膜分开。这样，潜在大孢子核的四分体分成两个双核细胞。一般上面的小些，很快就死掉了，同时下面的生长很快，转变成已经具有2个核的，发育初期的胚囊，从性质上说，与两个大孢子的核是相应的。因此胚囊的这种形成方式称为双孢子的。

要使这种胚囊转变成8个核的，性成熟的胚囊，不必再分裂三次，只要再分裂两次就够了。



图式 2 单孢子胚囊类型

因此双孢子的胚囊，在自己的分化上，只需要分裂四次，其中两次象单孢子一样，——是在第一阶段进行的，而两次是在第二阶段进行的。缩减一次分裂，是由于第二阶段的第一次分裂与第一阶段的第二次分裂相重合了。



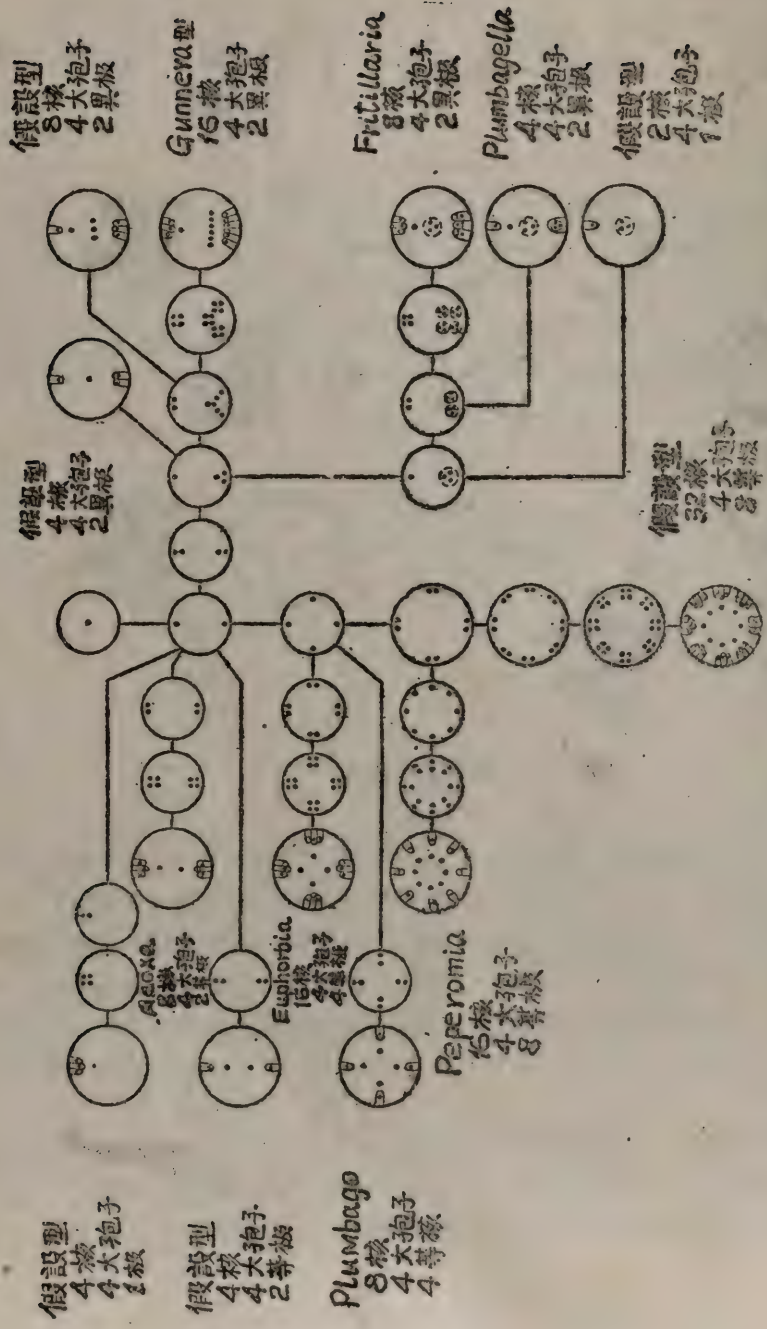
图式 3 双孢子胚囊类型

这种胚囊发育的类型是葱属 (*Allium*)，绵枣儿属 (*Scilla* L.) 所特有的，在兰科等其他科的植物上也经常迁到。这种胚囊发育的类型很早就称为绵枣儿型 (*Scilla*)。在这里，葱属的种中，是由下部的二分体转变为胚囊，而绵枣儿属中，是由上部的转变为胚囊。

第三种胚囊的发育形式称为四孢子的。它的发育特点是，在减数二次分裂中，产生的四个单倍体核彼此不以隔膜分开，而却保留在共同细胞中。这样，胚囊母细胞，从自己产生的开始，就直接含有四个已形成的核了。这些核只要再分裂一次，胚囊就成为 8 核阶段的了，也就是成为性成熟的了。

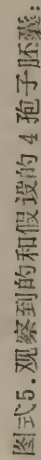
因为在形成这种胚囊时，从一开始，大孢子的所有四个核都参加了，因此称为四孢子的。

形成这种类型胚囊时，只进行三次分裂，其中两次属于第一发育阶段的，一次是属于第二发育阶段的。这种情况下，胚囊的两个最初分裂与胚囊母细胞的两次分裂重合起来了。



圖式 4 4 孢子胚囊類型

这样，被子植物中分布最广的成熟胚囊形态类型是以三种方式形成的，这可以用下列图式来说明。



1—5, 在成熟胚囊形成前分裂的次数和方式。

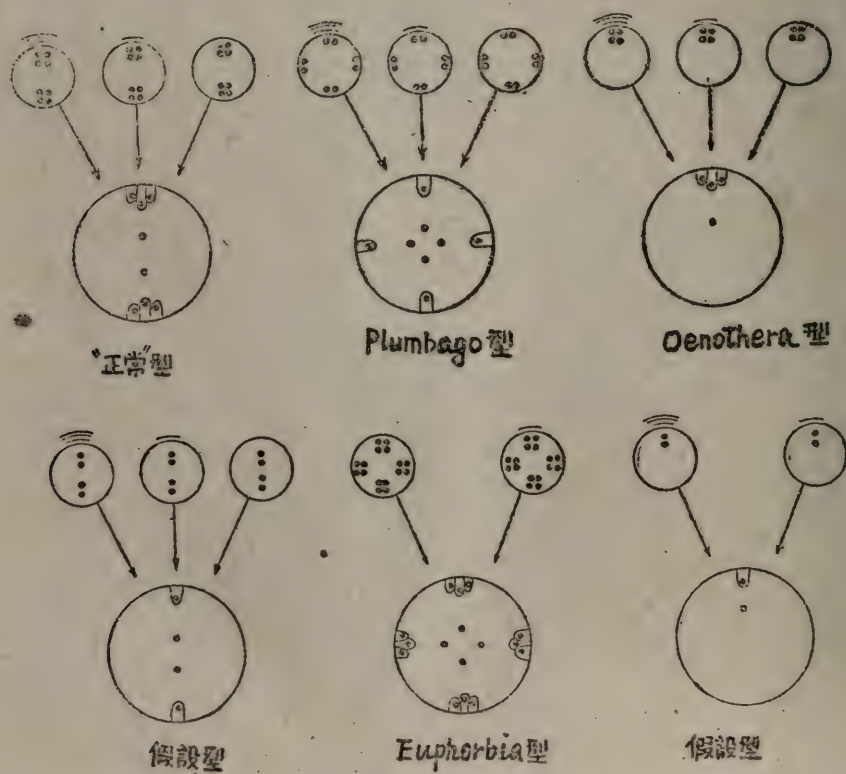
但是，不能认为所有三种胚囊形成的方式是均等的。被子植物中，单孢子8核的胚囊是最流行的，占已研究被子植物的70%。因为它时常被观察到，因此研究植物胚胎的工作者就以此为依据，认为这种形成类型是初生的，是其他衍生类型的起点。

在描述被子植物胚囊进化之前，首先要简短地介绍一下，与主要类型形状不同的胚囊。

这种差别可以分为三类。胚囊具有特殊构造的，一般是该物种所有个体所特有的，这种情况属于第一类。属于第二类的，在绝大多数情况下，是数量上的次生简化：对于形成胚和胚乳没有重要意义的那些胚囊成分核数目的减少。该情况下，是指胚囊在它发育过程中的简化。最后，还有胚囊某些成分在形态上的一些微小变异，而从功能观点上来看是“无所谓的”。

单孢子胚囊里，柳叶菜科 (*Onagraceae*) 中所有属物种所特有的胚囊，就属于第一类，四角菱 (*Trapa natans*, L.) 是例外，它有正常的典型胚囊。

当这个科的代表开始从上部的大孢子形成胚囊时，则由于第一次单倍体分裂产生的两个核留在上极，它们分成四个，其中三个产生卵器官，而第四个，在这种情况下，组成唯一的上部极核。因此在合点部分不产生第二个极核和反足细胞。



图式6 辐合的胚囊：带三个弧圈的是单孢子的，带一个弧圈的是双孢子的，不带弧圈的是四孢子胚囊发育类型。

这样，在柳叶菜上，我们看到单孢子，单极，四核胚囊的例子，保证了使卵细胞可以形成胚和极细胞可以形成胚乳。这种类型胚囊，是在自己发育的二个阶段中，由于四次分裂的结果产生的，（在第二阶段不是分裂三次，而是分裂二次）。但是，在这里，这个过程并不只限于分裂次数和核数目的减少，而同时极性程度和对称性也降低了。

除了单孢子，单极，四核胚囊 *Oenothera* 型以外，可以推测，还存在另外几种单孢子的胚囊。与所举类型在形态上最相近的一种，其差别只是，它的胚囊不是从四分体上面的孢子，而是由下面的发育成的。在另一种类型中，由于所有四个核处于沿胚囊轴的位置，产生的胚囊具有一个卵细胞，没有助细胞，具有一个反足细胞和二个普通的极核。最后，在我们的想象中，还有一种发育简化的单孢子胚囊，当第一个核分裂成两个后，以后再也不分裂了。这种胚囊将只含有卵细胞和一个极核，它们在双受精中保证胚及胚乳的发育。

这种胚囊的形成，在狮牙草 (*Leontodon hispidus*) 上可以看到。因为在这个种上，由多细胞的造孢组织的几个细胞同时形成胚囊，则发育慢的在构造上就出现差别。例如，曾确定，只含卵细胞和一个极核，没有任何其他成分特征的胚囊。

双孢子胚囊 *Scilla* 类型中，没看到确切证实的核数目增多或减少的情况。只是应该指出，在木犀草 (*Reseda*) 和韭菜上，有极个别的不正常情形，即16个核的胚囊，看来，是由于胚囊形成时，两个大孢子象一个整体一样发育的结果。

在 *Podostemonaceae* 科某些种上所描述的，象单孢子的月见草一样的四核，单极的胚囊，必须以从这个科的其他种上所获得新资料的角度，来重新研究，因为这些种上，形成的是典型双极胚囊；后者在两个初生核分到两极之后，下面的核就不再分裂了。结果在胚囊中就有五个核：四个正常的在上部和一个不分裂的在下部。很可能，在 *Podostemonaceae* 科的四核单极种上，作者们忽略了下面的一个核。

但是在双孢子胚囊中，可以预料到有四个或两个核的变态，这可认为是在胚囊中分裂次数减少和核所处位置不同的结果。

假若双孢子胚囊，在四个核的阶段时，四个核是纵列的，则可能发育成双极的具有一个卵细胞，一个反足细胞和两个极核的胚囊。当所有的四个核都集中在珠孔一端时，产生 *Oenothera* 类型的，具有正常性器官和一个极核的单极胚囊。

假若胚囊是从两个停止了自已发育的，并且以后不再分裂的大孢子产生的，则应该形成双核单极的，含有一个卵细胞和一个极核的胚囊。

最后，在想象里，8个核中，核的方位不是以四分体形式处于两极中，象典型胚囊所特有的那样，而是核成四对，处于四个成十字形排列的极上，象在兰雪 (*Plumbago*) 型的胚囊中那样。

我们已看到，在几种理论上可能的形态变异中，8，4和双核双孢子的胚囊中现在只确定了典型的8核双极的。所描述的变异列在图式中（图式2，3），其中所有的变态，都显示着是从下面的二分体产生的。这种解释，在同样程度上，也适合于单孢子胚囊的图式。



图9.狭叶柳叶菜——*Epilobium anyustifolium* (根据 Я. С. М-одилевский), 含有卵器和一个极核的胚囊。

被子植物中四孢子型胚囊的变态是最多的。

四孢子型的胚囊最初是1879年在五福花 (*Adoxa moschatellina*) 上发现的。但是，自从在豆瓣花属 (*Peperomia*) 上曾发现四孢子的胚囊含有16个核，而不是8个核，并且细胞的分组也很特殊时，五福花类型的胚囊就成为多次详细研究的材料和各种猜想的对象了。从那时起，在半个世纪中，曾确定了几种彼此在一些形态特性上有区别的四孢子胚囊，在这些胚囊中，还确定了一些小差别。

四孢子胚囊的主要类型，彼此之间，在胚囊中的核数目上，对称和极性的程度上，细胞和核所处的位置上有区别。

假设在四孢子胚囊中，从一开始就有四个核，以后只分裂一次，则产生典型形态类型的胚囊；它的8个核产生卵器原始体，三个反足细胞和两个极核。这种正常四孢子型胚囊相当少见，称为五福花 (*Adoxa*) 型，因为是在这个植物上首先证明的，而且是重复研究之后被确定了的。在接骨木 (*Sambucus*)，郁金香 (*Tulipa*) 和某些其他属的代表上也曾看到。

Adoxa 型中，可以举出 *Tulipe silvestris*，作为胚囊构造中次生差别的例子。根据 Романов，这个植物的年幼胚囊中，所有四个单倍体的核都位于珠孔一端，在分裂后产生由6个细胞组成的卵器和2个极核，而不是三个细胞的卵器。这样一来，这种胚囊就成了单极的，而且在6个细胞的综合体中有一个被认为具有卵细胞的功能。

郁金香 (*Tulipa tetraphylla*) 形成胚囊时，在四核阶段上，有三个核集中在珠孔一端，一个在合点一端。第一次分裂之后，珠孔一端有6个核，同时这里分出由五个细胞组成的一组，其中一个是卵细胞，和上部极核；在另一极，从所产生的二个核中，形成一个反足细胞和另一个极核。

形成胚囊过程中具有自己特点的贝母型 (*Fritillaria*) 也属于四孢子8核胚囊。

这种形成的形式，首先是在 *Fritillaria* 上描述的，然后在一些属：百合，贝母，山茱萸属 (*Cornus*)，黄顶冰花 (*Gagea lutea*) 和其他属的种上也曾描述过。这些植物里，四个大孢子的核，一个在胚囊的珠孔一极，而三个在合点一极。然后下部的三个核融合为一个。后者是由三个单倍体的核结合产生的，是三倍体的。这样，四核的胚囊在自己发育的下一阶段。就转变成带有不同性质核的次生双核胚囊了。

这种改建之后，两个核继续再经受两次分裂，结果产生8个核，其中上部的四个是单倍体的，下面的四个是三倍体的。结果，在珠孔一极，形成单倍体的卵细胞和助细胞以及上部的单倍体极核，而



图10 波斯贝母—*Fritillaria persica*
(根据 V. Bambacioni—Mezzetti)

a—胚囊的四个初生核，其中一个在珠孔一端，而三个在反足区域；b—四个初生核的分裂（在两个切片上）；c—三个下部纺锤体靠近；d—三个下部纺锤体融合成一个共同的；e—胚囊的四个次生核阶段，其中上部的两个是双倍体的，而下部的两个成了三倍体的了。

在合点极，形成三个三倍体的反足细胞和下部的三倍体的极核。这样，四次分裂之后，产生在形态上是典型的，双极8个异质核的胚囊，这种胚囊（*Fritillaria*型）是四孢子，异双极，次生8核的。

上面已指出，所列举的两个四孢子胚囊（*Adoxa*和*Fritillaria*），是双极，8核的而且形态上是典型的。在这里，*Adoxa*型进行三次分裂就达到成熟，而*Fritillaria*型要进行四次分裂。

假若现在这样设想，四孢子的胚囊将按*Adoxa*型发育，但其中发生了四次分裂，而不是三次，结果它将具有16个核，而不是8个。

在不同种的代表中发现了这种胚囊。胚囊本身，根据自己的形态构造分为几类，每一类中又时常发现在核的数目和细胞的分布上，存在次要的变态。下面将列举16个核胚囊的主要种类。

大戟科的两个种，高大戟（*Euphorbia procer*a）和沼泽大戟（*Euphorbia palustris*），在年幼的胚囊中，大孢子的所有四个核排列成十字形，这样就产生了四极的，而不是双极的胚囊。所有的核经两次分裂，结果在珠孔和合点一端，同样也在胚囊两侧壁上各产生一群核的四分体。每一个四分体产生三个细胞原始体和一个极核。珠孔的三个是卵器，合点的三个相应的为反足细胞。所有四个极核（每个四分体中一个）都向胚囊中心靠拢，这种情形下形成四核小组。

这样，这类的胚囊，我们可以描述为高度对称的，而称之为四孢子，四极和十六个核的。

假若具有这种极性的胚囊，其大孢子的四个核只分裂了一次，而不是两次，则产生八核的而不是十六核的胚囊，但是具有四个极，在每个极上只有核的二分体。这种胚囊是属于兰雪型（*Plumbago*）的。这个属的种中，在四个极上各形成一个细胞：珠孔附近的是卵细胞，没有助细胞伴随；合点附近的是唯一的反足细胞，此外，在两边靠近壁上各有一个细胞。每一个极上各一个核，共四个核向中央集中，由四个极核形成一组。这种胚囊型是四孢子，四极，八核的。回过头来再谈谈*Fritillaria*型，可以举出由它形成导生型的例子。

假若这样设想，按照*Fritillaria*型发育的胚囊，在转变成次生二核状态后只经受了一次分裂而不是两次，则结果只产生四个核而不是八个，两个单倍体的珠孔一端和两个三倍体的在合点一端。

这种胚囊的分化，导致形成单倍体的卵细胞，一个三倍体的反足细胞和两个极核，其中来自珠孔一方的是单倍体的，来自合点一方的是三倍体的。

这种胚囊形成的方式，至今只在一种植物上确定了，这就是小兰雪（*Plumbagella marcerantha*），此因称为小兰雪型（*Plumbagella*）。这种稀有的胚囊类型可以描述为双异极，四孢子和次生四核的。



图11 沼泽大戟—*Euphorbia palustris*（根据Я.С.Модилевский）。

成熟的胚囊，含有性器官，三个反足细胞，两个侧壁细胞三分体和四个极核。

另一种十六个核的胚囊又是具有双极性的，但是与 *Euphorbia procera* (高大戟) 组成成分的方位不同。大孢子的四个核中，一个位于珠孔一端，而三个在合点一端。由于二次分裂的结果，在胚囊的上端形成四个，而在下端形成十二个核。上面的四分体核产生卵器和上部极核，下面的12核小组，在不同植物上的行为不同。在 *Drusa oppositifolia* (繖形花科) 上12个核中只有一个产生下部极核，而其余的形成11个反足细胞。在已研究过的三个 *Gunnera* 属 (*Gunneraceae* 科) 的种中，上面的四分体同样产生性器官和上部极核，但是从2个下部核中产生6—7个反足细胞，其余的转变成为极核。这样，在 *Gunnera* 上由于胚囊分化的结果形成性器官，6—7个反足细胞成为一组和6—7个极核一组。

看来在榆树属中，胚囊的发育与上面所描述的相似。区别只归结为，不是所有在胚囊合点部分大孢子的三个核都经受二次分裂。因此在合点部分不形成12个核，而是数目更少些；结果，胚囊中只含有4，12甚至于10个核，而不是16个核，同时其中四个总是位于珠孔一方，其余的在合点一端。

最后，还应该指出一类在豆瓣绿属 (*Peperomia*) 的种中看到的16核胚囊。

这个属中，胚囊体积很小，具有圆球和微椭圆形。因此大孢子所有四个核两次分裂所产生的16个核的方位，与其说是8极的，还不如说是无规则的。

在透明豆瓣绿 (*Peperomia Pellucida*) 上，16个核可以分成8对，处于胚囊腔的边缘。每一对的一个核周围形成细胞，而另一个作为极核向中央移动，在那里形成8个极核的小组。珠孔旁边，靠近壁的细胞成为卵细胞。邻近的细胞，假若它直接位于卵细胞旁边就成为助细胞。另一些种上，在珠孔一端一般2个细胞是性器官，这种情况下，它是由一个卵细胞和一个助细胞组成的。绒毛豆瓣绿 (*Peperomia hispida*) 占有特殊地位，它形成一个卵细胞和一个助细胞，而其余14个核转变成极核，位于胚囊的中心。在豆瓣绿 (*Peperomia*) 属的另一些种上，可看到细胞与极核的各种数量比例。

看来，在 *Peperomia* 上，我们看不到对称性的存在，而只有与单极性的相似之点，可以认为，靠近珠孔的卵细胞的位置是唯一的胚囊极。因此 *Peperomia* 的特点是不对称的，假单极的，四孢子16核的胚囊。

这样，到现在为止，已确定了下列四孢子胚囊的主要类型：*Aloxa* (五福花型)，*Fritillaria* (贝母型) *Euphorbia* (大戟型)，*Gunnera* 型，*Peperomia* (豆瓣绿型)，*Plumbago* (兰雪型) 和 *Plumbagella* (小兰雪型)。但是从所列举的图式 (图式4) 看来，也可能发现四孢子胚囊的其他变态。

假设大孢子的四个核，以后没有再分裂，则可能产生三种四孢子胚囊的变态，一种是单极的 *Oenothera* 型，另一种是双极的，由一个卵细胞，一个反足细胞和两个极核组成的，第三

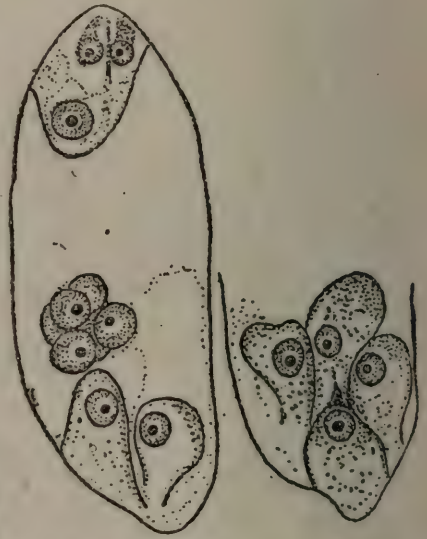


图12 智利 古尼拉—*Gunnera chilensis* (根据 Я. С. Модилевский)

含有性器官，6个反足细胞和6个极核的成熟胚囊 (在两个切片上)。

种是双异极的，由卵细胞，一个极核和两个反足细胞组成。

假若胚囊是按照 *Gunnera* 型形成的，而未经受最后一次分裂，则产生双异极，四孢子，8 核的胚囊，它具有一个卵细胞，三个反足细胞和四个极核。

假若胚囊是按照贝母型 (*Fritilluria*) 发育的，大孢子的四个核以后不再分裂，则产生单极双核的胚囊，它是由单倍体的卵细胞和一个三倍体四极核组成。

最后，任何一种 16 核胚囊，可能在自己发育过程中再经受第三次分裂，那时，应该形成 32 核胚囊。象这种不正常的胚囊，失去了一定的形态外形，曾在缬草属上看到 (*Valeriana*) 在列举的图式 (图式 4) 中，曾显示了四孢子胚囊发育已确定的和可能发生的主要类型。

列举的图式中，在胚囊的分类上，考虑到了以下几点。第一，参加形成胚囊的大孢子数目，第二，核分裂的次数，第三，核在胚囊中的位置，它决定了胚囊的极性和对称性。第四所有核协调的分裂，导致产生对该类型胚囊所特有的极限核数。

但是，最后一个过程，某些情况下，并不发生在所有的核上，而只是致使胚囊产生次生变异。结果，其中核的数目减少，而且减少的程度也有变化；可以举出下列几个例子，加以说明。

正常的 8 核胚囊中，在反足细胞的区域，处于双核阶段的第一个核可能以后不再分裂，那时，就产生只会有五个核的胚囊，四个在珠孔一端，一个在反足区域。假若合点区域有一次的分裂，胚囊就转变成 6 核的，而假若 2 个合点核中一个以后再分裂，那时就形成 7 核胚囊。在同一种植物中，例如，狗舌草 (*Senecio*)，不同的胚囊中核的数目可能变动在 5 — 7 之间。四孢子 16 核的胚囊中，这种现象最强烈。在这里，由于个别核分裂的时间和能分裂核数目的不同，胚囊中核的总量可能从 16 降到 14，12，甚至 10 个 [艾菊 (*Tanacetum* L.) 菊属或榆属的种]。

在兰科上，例如腐生兰的胚囊中，合点区域的两个核不进行最后一次分裂，胚囊就成了 6 核的了。

这种对不同胚囊类型的个别代表所特有的简化，是分布很广泛的，有时导致胚囊形态成分的外形发生变化，核的大小产生差异等等。但是，因为这些次生变态一般不反映在性器官的构造和极核的存在上，所以它们并不影响胚和胚乳的以后正常发育过程，因为在这种胚囊中，可以保证双受精的正常进行。

菊科上，胚囊的发育有时会复杂化，这与参加形成胚囊的大孢子数目，核分裂的次数和在产生的反足核之间出现隔膜的方式都有关系。结果，产生了与这种或那种胚囊有各种差别的次生类型。这些观察的材料，大多数是不可靠的，而且很少对任何在形态方面的补充是有用的。



图 13 杂种 *Nicotiana tabacum*
XN Silvestris.

胚囊的珠孔一端具有卵细胞和一个带有丝状结构的助细胞
(根据 И. С. Модилевский)

从胚囊形成类型的分析中得出，在98%胚胎学上还未研究过的显花植物中，某些情况下实际所观察到的，与在一些情况下理论上所想象的和预料观察到的，在这里，可能是趋向符合。

作为主要类型的8核，双极的典型胚囊，在大多数被研究的被子植物代表上都确定了，从上述的图式中可以看出，它是通过单孢子，双孢子和四孢子胚囊三种方式产生的。

想象中，柳叶菜属的种所特有的四孢子胚囊，或是8核十字形四极胚囊等等，也是通过这三种方式形成的，这从列举的图式（图式6）中可以看到。

胚囊中，卵细胞与极核是稳定的成分。其他的，如助细胞和反足细胞等组成部分，一般是存在时期不长的形成物。

受精后，助细胞很快地就消失了，其中一个甚至在受精的当时就消失了，这与花粉管进入胚囊腔有关。

个别植物上，例如葱属的某些种，特别是洋葱（*Allium rotundum*）上，助细胞体积明显地超过卵细胞，而且具有致密的胞质含物和过度生长的圆核。在受精之后，完整的助细胞还保留一定时间，在体积上也超过位于邻近的，梨形的，已是多细胞的胚。关于这类助细胞在胚的发育中起营养作用的推测，还没有更精确的资料证明。

许多植物中，助细胞上部稍微变尖的，靠近珠孔部分，集中了核和细胞质，细胞质中看到线状结构，称为丝状器，是由于纤维质和果胶质的堆积而形成的。

有时助细胞变长而伸入珠孔转变成吸器一样。有许多这种情况在菊科的种上曾被查明，但还有待于精确化。也曾确定过助细胞受精的情况。应该注意到，某些无配子生殖的植物上，时常由助细胞形成胚。在某些植物上，特别是禾本科植物，看到从一个颖果中长出两个苗来的这种资料日益增多。其中一个苗是二倍体的，看来，是由于卵细胞受精的结果，另一个是单倍体的，可能是由助细胞独立产生的。所有这些事实指明，助细胞从功能的观点上来看，是与卵细胞相近的，但处于某些不同的条件下。因此一些研究者认为，花粉管在珠孔中向胚囊移动与向化性有关，不是没有根据的，可能，助细胞参与了这个过程。这种情况下，助细胞的作用不是独立的，而更可能是辅助的，是供给走近的花粉管营养的，它具有独特的物质代谢形式。

曾提出这样的推测，认为助细胞应该分泌纤维溶解酶或果胶质酶一类的酶，后者有助于进入胚囊的花粉管顶端溶解，也就促进了花粉管把内含物注入胚囊腔中。

由于胚囊不正常的发育，而形成的核多于8个，或由于核的不规则分布，而在珠孔一端的核多于三个的情况并不稀少。因为其中只有一个继续具有卵细胞的功能，则可以推测，其他的一些应该算作助细胞。

假若被子植物上，助细胞是变化比较少的形成物，则反足细胞在这方面完全相反。

正常的胚囊中，反足细胞的数目是三个。但是，在这里，能达到五个的小差异是经常遇到的，例如，在荨麻上，禾本科植物上，经常看到大量反足细胞，它们有时超过30，例如，在小麦上，至少，在黑麦、大麦、燕麦、玉米等植物上，它们是以数十计的，可以举出具有300个反足细胞的 *Sasa Peniculata*（禾本科）来，作为反足细胞的极限数目。

反足细胞的大小也摆动很大；一些植物上，它们是很小的，而另一些植物（例如，毛茛科）上，它们达到巨大的体积。在乌头属（*Aconitum*）的种中特别大。舟形乌头（*Aconit-*

um N. pallas 上，它们占了胚囊中相当大的一部分。中部的反足细胞几乎到了胚囊珠孔的一端。这种反足细胞的核也很大，比胚囊其他细胞（胚乳和胚）的核大许多倍。这些过度生长的反足细胞核，经常富有染色质和具有大的核仁，因此它们着色很深。除了毛茛科以外，其他科，例如小蘗科（Berberidaceae），也具有大的反足细胞。

胚囊中，反足细胞在自己的形状上，可能多少是相似的；但在另一些情况下，它们的形状上有区别，特别是处于群集之中，而且一群在另一群之上时。蕎麦中，上部的反足细胞是最大的，呈瓣形，中间的相当小，而合点的最小，到底部就伸入靠近胚珠的组织中去了。菊科上，反足细胞在形状和位置上是多样的。

禾本科的反足细胞也相当大；成熟的胚囊中，它们的大核具有不规则的形状，并且含有浓缩的染色物质。大的核仁也同样有不规则的形状。由于正发育的禾本科植物胚囊的不正常生长，许多反足细胞形成的整个细胞群都移向它的侧壁。

不同的代表中，反足细胞存在的时间变化很大。许多被子植物的胚囊在成熟时，反足细胞已经开始消失，并且当受精时一般已看不见它们了，但是禾本科，某些毛茛科等植物的反足细胞，在胚已经成为多细胞时候，还完全保留着。

这种情况下，一些研究者认为，反足细胞对胚的营养具有一定作用；至少，这可能是正确的，这些反足细胞在某种程度上参加了胚囊的物质代谢，何况它们一部分是直接处于胚珠的合点区域，在进入合点维管束的直线延长之处。

看来，稀有情况下，在亚麻上，一个反足细胞深入胚珠组织中执行吸器的功能。

个别植物上，反足器官就象卵器一样，因为在这种情况下，中间的反足细胞具有卵细胞的形状，而两个侧边的就象助细胞一样。韭菜上，中央反足细胞在形态上与这个植物性器官的卵细胞没有任何区别。但是这里还不只是存在着形态的相似。

事情是这样，韭菜（*Allium Odorum*）上具有多胚现象。这个植物的所有胚囊中，除了卵细胞以外，胚经常是由上述类似卵细胞的反足细胞形成。这样，这个反足细胞在功能上也与卵细胞相似。

因为韭菜的胚可以由其他反足细胞发育而成，并且在其他被子植物代表中，有时也可看到由反足细胞形成的胚，则得出这样一种假设，就是，反足细胞象卵细胞和助细胞一样，也是潜在的配子。

为了正确的评价反足细胞在胚囊中的作用，我们必需谈谈作为整体的形成物的胚囊的特性。

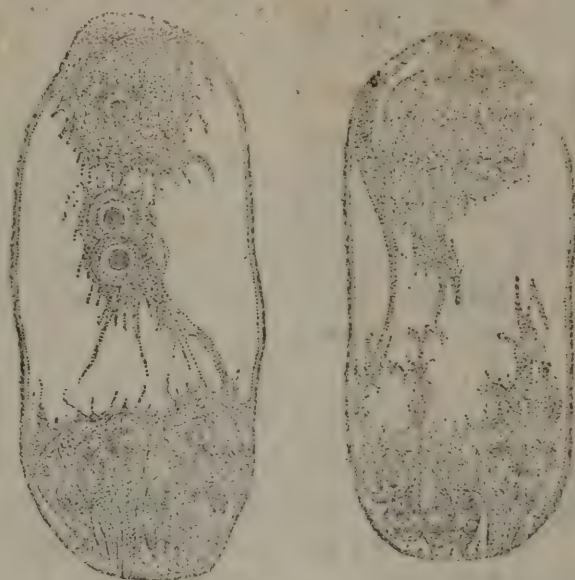


图14 小麦，品种“曙光”（Заря）
（根据Я.С.Модилевский和Р.А.Бейлис）

具有性器官，两个侧核和一部分反足细胞的成熟胚囊（在两个切片上）。

因为许多被子植物的两个极核在胚囊成熟时融合起来，则后者中，在典型情况下，就只有七个核了。常常由于这里有七个细胞和七个核，研究者就推断胚囊为七个细胞，（卵细胞，两个助细胞，三个反足细胞和一个中央细胞）的机械结合体。

这种对胚囊的见解，按其本质来说是不对的。应该提醒，首先我们研究的是配子体。虽然在进化过程中它简化了，失去了独立存在的能力，并且与裸子植物胚囊有根本的区别，后者上，与更低等组织的孢子植物联系的连续性更清楚些，被子植物的雌配子不是七个细胞的松散聚合体，而是统一的完整的有机形成物，就是说，形态上特殊的，而且只表现独特而专化的生物特性的系统。

虽然胚囊在孢子体中是被保护着的，寄生在孢子体上的，但是，我们在下几章中将看到它不只是执行与繁殖有关的功能，它还在胚和胚乳的形成过程中，以与胚珠和子房的物质代谢为基础，很大程度上，决定了种子和果实的发育。配子体的行为决定于孢子体；胚珠和子房的体细胞部分，当它们转变为种子和果实时，也决定于配子体的功能。

假若我们以这种观点去评价胚囊，则会证实，被子植物雌配子体的功能与裸子植物相比是复杂化了，与此相应地，组成胚囊系统细胞功能的分化也更细微了，胚囊中的助细胞，某种程度上在参加了吸引花粉管的过程；卵细胞决定了胚的形成；反足细胞在胚囊达到性成熟时与营养有关，而带有极核的中央细胞，保证生产胚乳以及以后对种子和果实形成的相关影响。因此极核与卵细胞在胚囊中具有平等地主导地位。

应该指出，被子植物中，由于胚囊形成的方式不同，极核的数目可能有明显的变化，柳叶菜的成熟胚囊只含有四个核，并且只有一个极核；典型胚囊中而有两个；16个核的胚囊中由于极性和形成细胞数目的不同，极核可能有2，4（大戟），7（*Gunnera*）和甚至14个（豆瓣绿）。

但是受精后，这些极核融合成胚囊的次生核，其实称为胚乳的初生核更正确些。胚乳可能由不同数目的极核产生（与种有关）；核的数目可由1个到15个。胚乳是证明组织在执行功能时，与它细胞核中染色体数目毫无关系的鲜明例子。

除了产生胚乳原始体的极核数目因胚囊类型而有不同以外，在它们的行为上也看到一些变化。极核可能在受精前融合，或是当精子与它们其中一个结合时才融合。

有时极核根本不融合。兰科的个别代表中，根本不形成胚乳，极核停留在隔离状态，并且不与精子结合。一些胚和胚乳不经受精而发育的植物上，极核就象这种胚囊的其他核一样，一般是二倍体的（这将在无融合生殖一章中详细谈），它们可能不经过预先的融合而开始单独的分裂。

不再停留在极核行为的一些次要细节上，应该指出，在一些以单性生殖方式，由卵细胞形成胚的植物中，胚乳的形成可能在同一个胚囊中进行，只是要经过受精作用。

这种现象在无融合生殖一章中将详细描述，在这里，我们只想指出，胚囊系统中产生与生殖生理有关的次生作用过程里，极核保持性功能的倾向，表现得比卵细胞更强烈。

既然胚囊是胚发育的地方，则为了保证后代的发育，受精之后，营养物质应大量的流入胚乳。一般，在这时，胚囊是靠着吸收珠心和珠被细胞中的内含物而明显地长大。

但是，主要是在小珠心的胚珠中，为了使雌配子体维持这种半寄生性的存在，胚囊只是均匀的生长时常是不够的。除此之外，整个胚珠的构造，由于它在子房中着生的地位，维管

束所处的位置和解剖上的特性不同，可能造成胚囊均匀生长的机械阻碍。这种情况下，由于向各方向生长的不同，在胚囊中形成不同形状的突起，称为吸器。

可以引用*Dorstenia drakeana*（桑科Moraceae）胚囊的原始吸器作为例子。这个植物上，雄花和雌花深深的埋藏在肉质的花托中。子房含有一个胚珠，悬挂在它的侧壁上。珠柄不宽，花柱传导组织从它的上面进入，在这里弯曲成直角，而从下面有形成明显弧形弯曲的维管束处进入。

胚囊中，在发育的早期就看到向合点方面弯曲。胚和胚乳核的形成是同时开始的，这时候在胚囊中正适合于产生突起，它依靠珠心的组织而生长，形成象变宽了的育肠一样的东西。胚囊的反足细胞一端生长时间不长，因为在自己生长的途径中碰到象合点维管束这样的阻碍。由于胚囊这种不均匀的生长，在*Dorstenia*上，宽的突起是胚囊沿轴的继续，这突起很容易被认为是胚囊的反足一端，而它的狭窄的成直角方向反足一端被认为是吸器突起。

在草木樨属（*Metolotus*）上，胚囊的不均匀生长是朝向珠孔一方。这个植物上，胚囊顶端突破珠心的表皮，并且进入珠孔中，在这里，与珠孔的细胞相邻。

在狸藻属（*Utricularia*）和某些其他植物上，由于珠心早期破坏胚囊顶端从胚珠中完全伸出来而与胎座相接触，同化后者的组织。这种情况下，胚囊具有奇怪的样子。

有时，在胚囊中，由助细胞形成吸器。这种情况下，助细胞以自己的顶端长入珠孔，象管子一样，破坏它周围的细胞。从助细胞形成的这种吸器在大金盏花属（*Calendula*）的某些种上曾发现。

也曾知道这种情况，即发现反足细胞有形成吸器的能力，例如在茜草科上可以看到。猪殃殃属（*Galium*）的科中，两个反足细胞一直是很少的，而下部的第三个明显的伸长。菊科的一些代表上，下部的一个反足细胞长入合点区域中去，有时在下端成球形扩大。在亚麻上反足细胞中的一个也发育成吸器。

胚囊中，由胚乳形成的吸器是最广泛流行的。它们具有明显的多样性。这种吸器个别例子的描述将在胚乳一章中提到。

第三章

授粉

授粉的方式，分为两种：自花授粉和异花授粉。自花授粉只有雌雄同花时，并且花的花粉与雌蕊柱头大约同时成熟的情况下才有可能，这些情况下，自花授粉是以自体受精而结束的。

一般，自花授粉并不排斥异花授粉的可能性。但是一些植物上，形成完全不开放的，被称为闭花受精的花。这个名称来自两个古希腊字，关闭的和结婚。这种花只能用自己的花粉授粉。特别是在一些苘菜属和酢浆草上，它们是很著名的。

在达尔文的著作——“花的不同形态”——中，专有一章阐述闭花受精的花，在那里，曾列举了55个属中的个别种具有这种花。花器官的简化和花粉在花药内发芽它们典型的特征。花粉管从雄蕊进入花蕾腔中，并且进一步长入柱头和花柱。假若花粉管比柱头低，如在酸酢浆草上，则它们向上生长，一直要长到柱头。

与闭花受精不同，所有在开放状态授粉的花都称为开花受精的（来自古希腊字——“裂缝”，“花喉”）。根据授粉的种类，它们又分为同株异花受精的（来自古希腊字“邻居”），是在同一植物植株上不同花之间互相授粉，和异株受精的（来自古希腊字——“别人的”），异花授粉是它的特性。

被子植物的授粉问题，最初是由于性别问题的解决而产生的。

虽然果实和种子是原始人类营养的重要因素，但是甚至于高度的古代文化，也没能在人类的意识中抽出关于花与果实，开花过程与果实形成之间密切联系的概念来。尽管如此，实践早就提示了授粉对果实形成的必要性。古代东方的人民就知道，例如枣椰子的果实是悬挂在结果的树上，就是说在雌株上，枝条上带花的植株，就是说雄株，是不结果的。

在这方面，考古学家在靠近尼兹维的古代阿西利，尼木鲁德的首都阿树尔——维吉尔——伯尔宫殿中所发现属于纪元前九世纪的浮雕具有一定意义。这个已有2900年的浮雕上，画着有翅膀和鸟头的神，象征着神树——雄枣椰子，在以花环形式表示的雌株丛中。在浮

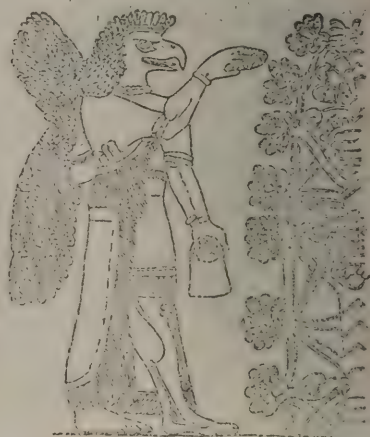


图 15. 阿树尔——维吉尔——伯尔宫中的浮雕，上面画着有翅膀和鸟头的神在给枣椰子授粉。

眼中看来，保护丰硕果实的神正在给雌枣椰子授粉；这可由他左手中拿的口袋证明，口袋是贮藏枣椰子雌蕊花序的地方，而雌蕊序在右手，神正用它来接触雌花序。口袋很象现代的阿拉伯人爬上枣椰子树进行人工授粉所用的一样。这个神秘生物整个样子，很显然地证明是在进行人工授粉；他有翅膀和鸟头说明他是生活在空中；这样古代阿西利人相当清楚地想到，枣椰子果实的形成是与风把雌株上的花粉传到雄株上有密切的联系。

彼得堡科学院的工作者Кельрейтер是开花生物学的奠基者，他在XVIII世纪末叶和XIX世纪初叶，根据自己在杂交方面的试验，发表了一些有关植物性别的工作。Кельрейтер非常严肃地着手研究了有关授粉的现象，下面就是这种例子。

当证明锦葵科木槿属(Hibiscus)的一个种必需有多少花粉时才能受精时，Кельрейтер查明，为了使果实中有50万种子，只要保证在柱头上有50—60个花粉粒就够了，假若花粉粒取的少了，则所形成种子的数目也减少，但是花粉少于10个时，则种子就完全不形成。

植物的昆虫授粉方面，从XVIII世纪中叶已经有了某些观察，Кельрейтер详尽地研究了这个问题。以自己授粉的试验作为基础，这位学者进行了Nicotiana属的种间杂交实验。

假若Кельрейтер只是在解决显花植物上性别是否存在问题时，顺便研究了授粉作用，则详细研究昆虫异花授粉的功绩，就属于与他同时代人Sprengel的了，他关于这方面的著作，发表于1793年，题目是“花构造和受精性质的秘密被揭露了”。

虽然在200多年期间，令人信服的试验一次又一次的证实了植物性别的存在和授粉在形成后代过程中的作用，但是直到XIX世纪中叶，植物上是否存在性别的问题，在西欧学者之间还是坚持争论的事情。

但是，XIX世纪后半叶和XX初的俄国先进学者们，达尔文时代以前的进化论者，都正确而清楚地阐明了有关植物开花的问题。当时，农业方面的卓越专家А.Т.Болотов认为，显花植物上，授粉过程和性别的存在是显而易见的。Болотов从有关昆虫在开花生物学上的作用的正确立场出发，具体地指明了，蜜蜂在不同品种苹果之间传递花粉和，与此有关的在杂种苹果类型产生上的作用；在这类观察的基础上，Болотов早在达尔文之前就认为这种授粉类型是异花授粉了。观察到苹果花中雌雄蕊成熟时间不相同，他也是第一个在Sprengel之前确定雌雄花异熟现象的；Болотов还阐明了榛树上风力传粉的条件。

А.Т.Болотов写了40多篇关于农业的文章，同时也涉及到一些生物学问题。它确定了燕麦和大麦自花授粉的事实，并且描述了燕麦花的构造，进行了春麦近冬播种工作，关心了一些栽培植物类型转变为另一些种等等。

И.М.Максимович教授于XIX世纪末叶，在自己教科书的一章中，也描述了植物靠昆虫和风力的授粉过程，大约同时，И.П.Ковов在自己耕作学指导书中描述了花的构造，谈到它们对授粉的适应性，并且列举了植物性别的资料。在XIX世纪初叶，祖国一系列的学者追随在Кельрейтер之后，占在同样正确的立场上。

Sprengel详细地阐明了花形态的多样性和虫媒性，与Болотов同时，互相独立地，也确定了雌雄蕊异熟现象。它的研究在当时没有被承认，只是由于达尔文偶然地从植物学家Brown那里知道了他的已被人们遗忘的著作“花构造和受精性质的秘密已被揭露了”一之后，才成为科学的财富。

达尔文在研究被子植物开花生物学，异花授粉的作用和意义上贡献最大，他根据不同科代表上的许多精确试验，详尽地阐明了这个问题。达尔文写了下列关于授粉问题的著作：“同一植物花在形态上的区别”（在那里，作者阐述了花柱异长在异花授粉中，作用），“兰科植物对昆虫受精的适应”和称为“植物界异花授粉和自花授粉的作用”的巨著。

在自己的研究中，达尔文揭露了授粉过程的所有复杂性和多样性。下面举几个例子说明，由于他在观察中没有放过各种具体情况，他是如何仔细的着手总结的。达尔文强调在自然界中有多种多样保证异花授粉占优势的方式，在这里，一些植物属具有在这方面表现非常鲜明的种。例如，在虎耳草属（*Saxifraga*）的一些种上，雌蕊蕊异熟现象表现为雄蕊先熟，而另一些种上，雌蕊先熟。蓼科中，花柱等长是占优势的，但是也存在着花柱异长现象，如在蕎麦上。假若兰科植物对于异花授粉适应是显著地占绝对优势，则Офирус兰是自花授粉植物的例子。

达尔文指出，虽然在个别情况下，例如在梨形Офирус兰上，自然条件下只有自花授粉的，但是对兰科来说，一般的规律是异花授粉有良好作用，而自花授粉是有害的。某些植物，主要是靠营养器官繁殖的（地下茎，匍匐枝等），不能引用来反对作为自然界一般规律的种子繁殖的优越性。

进一步的研究，使授粉生物学的各种研究更详细了，但是只有米丘林才在这个领域中开辟了新方向。李森科院士和一些苏联研究者在授粉问题上提出了需要解决的新任务。从新原则出发，成功地解决了品种内杂交问题。进行着受精的选择性问题的研究，关于混合花粉和花粉数量，关于花粉作为蒙导者在被子植物上的意义等问题的研究。

过去的半世纪以来，被子植物胚胎学的成就提供了按新方式，从米丘林学说的观点，着手研究显花植物上与授粉和受精有关问题的可能性。

以昆虫或风力传粉的异花授粉类型，一是花粉与子房的一定特性相适应的。

以昆虫授粉的植物，花粉表面上有象脂肪一样多少有些粘性的物质，因此花粉很容易地附着在昆虫身体上；此外，由于自己的粘性，花粉时常是聚集在一起，成为更大的形成物，并且以此种形式被昆虫带到另一些花上去。某些情况下，所有花粉粒都浸在花药、雄蕊甚至整个花的粘性物质中，并且这样被带到柱头上去。一般，这种传粉方式是与子房中有很多胚珠相适应的，例如，兰科上，有好几千个胚珠。在其他一些花与昆虫之间的相互关系上，也存在类似的相应性。接待昆虫的器官，适应于保证昆虫寻找和收集食物，这样，就使这类植物子房中相当多的胚珠顺利地受精了。

另一些以昆虫进行异花授粉的植物，它的子房中只有一个胚珠。花序的构造相应的是这样，就是，这种花序中，个别的花彼此处于很近的位置上，许多菊科和山萝卜科（*Dipsacaceae*）的代表就是这种植物的例子。另一些情况下，例如，多心皮目植物花中离心皮的雌蕊群含有大量的雌蕊，在有限的空间中分组，并且每组只含有一个胚珠。

风媒花植物上，授粉的条件与上述的有本质区别。花粉落在柱头上是由一系列情况决定的。在这里，授粉的成功要依靠分散成粒的花粉，它多少是均匀的散布在空气中。另一方面，假若子房较大，而其中的胚珠较少，甚至只有一个，则雌性器官就处于比较有利的地位。若是风媒花植物子房中具有许多胚珠，而花粉落入它们花中柱头上的机会有限，这样将是没

有前途的。禾本科，莎草科，蕁麻科等的代表可以作为对风媒授粉合理适应的例子。

当风媒花子房中形成2个或几个胚珠时（樺樹科，山毛榉科和罌樹的代表），一般只有一个能正常地执行功能。

某些风媒花植物，例如地杨梅，灯心草，子房中具有2—3和更多的胚珠时，花粉时常是以四分体形式传布，这样，在某种程度上就使胚珠有更多的受精可能性。由虫媒授粉转向风媒授粉的个别代表中（百合科，罌粟科，薔薇科，毛茛科，茜草科），可观察到子房中胚珠减少的趋势。

以飘浮在水中的花粉授粉的水生植物授粉条件与风媒授粉植物相似。在这种植物的子房中几乎总是只含有一个胚珠，假若是多些，如在水鼈科(Hydrocharitaceae)的Halophila属上，则花粉粒也是连接成四分体的。水鼈科个别代表上，水把整个的花都带给予房时，可以看到胚珠甚至有很多。

被子植物上，风力授粉的起源晚于虫媒花，并且在雌蕊、花粉等的构造上产生了次生变态。子房中胚珠数目的减少，这是个别花走向简化趋势的一种表现。昆虫授粉的植物中，相反地，时常看到在子房中有形成多胚珠的倾向。

顺便可以指出，同科和同属的个别代表从昆虫授粉过渡到风力授粉时，花粉就失去了自己的粘性，并且就变成更适于新授粉方式了。

在被子植物授粉的胚胎学和生理学描述之前，首先简短的谈一下花粉管移动的形态途径。

花粉管在雌蕊花柱中移动可以沿传道径，主要按三种方式进行：沿着由简单表皮排成的孔道，由传导组织包围的孔道，最后，整体传导孔道。

在第一种方式中，在本质上来讲，不存在甚么真正的传导组织。后者的作用和花粉管的营养是由单层的孔道表皮内部衬垫细胞来承担的，例如，在百合上，它的细胞具有液颗粒状内含物，被碘染成褐色。在切面上是正方形的，表皮细胞内壁膨胀，这就决定了这些细胞分泌粘液的能力。由于表皮的这种性质，花粉管在这粘液中移动，紧靠着表皮细胞膨胀的壁滑动着。

有时个别表皮细胞以乳头的形式长入孔道中去（郁金香），花粉管在它们之间移动；在细叶十大功劳（Magonia）或萍蓬草上，这类的乳头可以充满了花柱的孔道，象假薄壁组织一样。

第二种花粉管传导径的类型是从典型的直到几乎是封闭孔道的各种过渡形式。

在仙人掌上，花柱孔道中充满了粘液，看来这是由衬垫孔道表皮的大细胞产生的。有时，例如在仙人掌表皮细胞长入孔道中，并且形成具有略带褐色壁的分枝。另一些植物上，可看到衬垫孔道和进入孔道空间的细胞分化为各种形状。

最后，在封闭的花柱中，所有传导组织是由伸长的，薄壁细胞组成，例如，月见草（Oenothera missouriensis）的花柱长达17厘米。在另一些情况下，由于花柱内部组织剧烈的膨胀，传导组织的空间可能明显的改变。在某些禾本科或莎草科植物上花柱中不能区分出分化的传导组织，因为在横断面上，周边和中央的细胞是一样的，并看不到促进花粉管移动的构造，这种性状常常是雌蕊中花柱很短的植物所特有的。

应该指出，时常在有些情况下，同一花柱的不同部分中，可看到上述各种类型的传导径

的构造。这种现象证明，虽然花柱传导部分构造有变异，但花粉管可以继续自己的生长，从花柱组织中吸取自己需要的营养物质，并与花柱组织进行一般的物质代谢。

当花粉落到柱头上时，花粉粒的发芽是决定于在柱头上是否存在由柱头乳突分泌出来的粘性物质。一方面，这些分泌物便于把花粉保留在柱头表面上，另一方面，可以创造有利于花粉粒发芽的湿润环境。看来，开始生长的花粉粒的分泌物也促进柱头细胞的生理变化。

当花粉管形成时，它开始在乳突中间生长，长向花柱的传导区域。有时，就象在锦葵和其他植物上所看到的，由于花粉管顶端含有能够溶解纤维质细胞壁的酶，而穿过细胞移向深处。既然在禾本科的雌蕊上细胞紧密地靠在一起，则可能，花粉管在它们之间移动时必需含有象果胶质酶一类的酶，后者以溶解细胞间层的方式帮助它把细胞分开。

花粉管运行的进一步途径就决定于花柱的构造，采用异缘花粉的试验证明，异缘花粉在花柱中，沿着象自己的花粉一样的道路移动。

在松散的传导径中，大多数植物的花粉管不沿孔道运行，而在围绕孔道的细胞间运行。在子房腔中，花粉管时常有靠近胎座的衬垫组织或子房壁的趋势。如樱草 (*Primula*) 的花粉管先沿着子房内壁生长到胎座的基部，然后向上继续自己的路途达到胚珠。当花柱着生在子房基部时，花粉管首先长向雌蕊群的基部，从那里向上到子房室，而以后到胚珠那里去，例如在葱属 (*Allium*) 的种上，在紫草科 (*Borraginaceae*)，唇形花科 (*Labiatae*) 及其他植物上也是一样。

一般来说，有传导组织时，花粉管具有细胞间生长的特性，其他情况下，是在由孔道表皮细胞分泌出的粘液中生长。

花粉管的生长决定于它们达到胚囊时移动的路途和方向。虽然在个别植物上，花粉管要走很长的道路——20厘米或更长些，但是认为在花粉粒中，具有从性质和数量上能够建造花粉管和供给它运行能源所必需的全部营养物质，是没有根据的。

人工培养基中，当有各种物质，包括从该种柱头的提取物存在时，还没有人能够使花粉管长到正常的长度。另一方面，曾用一个种的两个花柱按长度顺序连接的方法，人为的将花粉管的路途延长了两倍。

显然，花粉管从花柱组织中取得对它的发育和运行所必需的主要物质总和。这种情况下，就会了解到为甚么花粉管经常是在表皮的粘液中，或在传导组织的细胞中生长，而在花柱孔道中生长较少。

花粉管的路途常常是很复杂的；从柱头到胚珠的珠心顶端的途径中，它的方向是变化的。所查明的背气性和正向化性，可以解释花粉管在柱头表面上出现时的行为。

显然，向化性在花粉管生长的方向上具有重要作用。碳水化合物，特别是糖和蛋白质具有最重要的意义，脂肪和油的重要性小些。

种间杂交时对花粉管的观察，证明它们的向化敏感性很高。在花柱异长植物的异型花之间的授粉也证明了这点。

举个例子：当山烟与 *Nicotiana Langsdorffii* 杂交时，山烟的花柱中，所有的花粉管最初生长得很正常；以精子细胞形式所形成的雄性成分，证明花粉管中并没发生任何病理过程。但是，花粉管长到一半时，就可以看到行为上的独特性，它们在花柱中弯曲 80° ，而且此

后，沿着相反的方向继续生长，这次，却朝向柱头。因此在花柱的整个长度中都可以看到相迎生长的花粉管。在这里，我们看到一个明显的例子，就是说一些花粉管继续表现正常的正向化性，另一些表现出清楚的负向化性的特征。

类似的现象虽然是特殊的情况，但是在 *Nicotiana* 属其他种的杂交中也看到过，月见草 (*Oenothera*) 上也可看到负向化性。

上面的叙述指出，花粉管和花柱组织之间物质代谢的相互关系具有明显的变异。可能，不同深度的花柱中，物质的总体是不同的，这就预先决定了上述情况中花粉管的行为；但是后者生物学情况特性的变化，也在不小的程度上，可以导致向化性的特性发生变化。

假若我们去分析花柱异长植物花粉管的行为，例如在蕎麦上，则我们会再一次深信花粉管对它所处条件的反应能力是惊人的细微。

达尔文给花柱异长的植物制定了同型花授粉（规律的）和异型花授粉（不规律的）的名词。假若长花丝雄蕊的花粉给用长花柱的花授粉时，则由于这种授粉，就形成大量的果实，因为在这种组合中，受精不受到阻碍，达尔文称这种受精是同型的，就是说合乎规律的。用短花丝雄蕊的花粉给短花柱子房授粉时，会得到同样的结果。

相反地，假若把短花丝雄蕊的花粉放在长花柱上，或是把长花丝雄蕊的花粉放在短花柱上，则这种授粉和受精将是很困难的，并且产生的果实也很少。花柱异长植物的第二种授粉类型称为异型的，就是说不规律的。花柱异常植物自花授粉的结果与异型授粉相近。

当同型和异型授粉时，相应花柱中花粉管的行为有很大区别。同型授粉时，无论是在长的或是在短的花柱中，当生长的条件适合时，花粉管很快进入胚珠和胚囊中去。

相反地，在异型授粉时，花粉管行为的不同决定于花柱的类型。异型授粉时，长花柱的花中花粉管相当容易并且很快地达到花柱长度的中部，但是在这之后，绝大多数花粉管的继续生长就完全停止了，一般，只有个别的花粉管能够以相当慢的速度继续移动，以后到达胚珠和胚囊。但是，假若这些稀有的花粉管到达了胚囊，则以后的受精过程会正常的完成。

短花柱子房的异型授粉进行得有些不同。在这里，花粉粒最初也很容易地发了芽，但是当由很短的柱头转向花柱时，它们的生长就立即停止了，大概在继续运行中碰到了某种象生物屏障似的阻碍物。但是，就是短花柱的子房中，有时个别的花粉管克服了这个屏障，到达胚珠而发生受精作用。

应该设想，蕎麦上花粉管行为的这种特殊性是决定于生物因素。一方面是花粉管，另一方面是柱头和花柱，大概，它们之间的相互影响不决定于短花柱与长花柱中化学质总体性质上的差别，而只是决定于某些物质在浓度上的数量差别。

蕎麦上异花授粉有时也可能进行的事实，好象说明物质总体在数量上的差别也是很微小的。

除此之外，还必须假定花粉管对这类物质浓度的敏感性相当高。很可能，在那些稀有的情况下，当花粉由于异型授粉和自花授粉而达到胚囊时，它们在自己的路途中所遇到的物质总体中某些成分浓度方面的生物条件，与同型授粉的性质相近。更正确的来说，在这种稀有情况下，花粉管和相应花柱之间的相互影响，几乎与同型授粉所发生的相同。

Голубинский 在樱草花粉粒上所进行的试验，可以间接的证明这种假定。樱草 (*Primula*

officinalis) 的花粉在水中或糖溶液中的萌发性质,因放到培养基中的柱头是来自不同的花,而相应的就发生变化。若是某个花的柱头分泌物抑制了花粉的发芽时,那是因为在“这里”产生了与异型授粉相似的条件。相反地,把不同类型花的柱头与花粉放在培养基中,就促进了花粉的发芽。创造与异型授粉相应的条件时,花粉生长所受到的抑制,比在制造自花授粉条件时少些。

被子植物中,大约在17个科中确定了花柱异长现象,而在这些科中以看到花柱异长现象的种并不多。这样,花柱异长现象在被子植物中是分散存在的,并且在“自不相容”(Самоинсовместимость)的生理特征上是有变化的。因此就提出了这样的假设,认为花柱异长是对异花授粉的严格适应,它在进化过程中产生的时间并不久,并且在一些彼此相距很远的类型中独立地存在着。

我们已看到,花柱异长是以雄蕊和雌蕊在长度上的两性异形为基础的对异花授粉的适应。在薔松科(Plumbaginaceae)中有些种,例如在海生 *Armeria maritima* 上,它的花保证对异花授粉适应的两性异形,是以花粉外壁的花纹和柱头上乳头的构造不同为基础的。海生 *Армерия* 上一种花的花粉表面小刺是多边形排列的,而柱头的乳头突起是小圆锥形的;另一种花的小刺比较均匀地分散在外壁的整个表面上;而柱头的乳头是大的,具有整的圆形外形。第一种类型的花粉,在圆形和较大乳头的柱头上不发芽。另一类型的花,对异花授粉的应适具有同样性质。这样,我们在海生 *Армерия* 上看到的两性异形就更细致了。

曾尝试从生理的观点上阐明花粉管生长条件的问题。但是这些研究的方法是片面的。试验只是把注意力集中在发现生长素上。曾在兰科植物 *Cattleya*, *Coelogyne*, *Massangiana* 的花粉块上进行了研究。从这些花粉块中提取的水溶液放在洋菜中,曾用燕麦幼芽鞘作为标准指示剂。放上洋菜立方体时,幼芽鞘的弯曲摆动在13—40°C范围内,证明花粉块中含有从它们那里抽提出来的生长素总体。这些浸出物就象花粉块本身一样地引起柱头合蕊柱产生突起。

某些锦葵科的,例如木槿属中个别的种也含有类似物质,但他们并不很专化,因为木槿(*Hibiscus Schizopetalus*)的花粉也可使兰科合蕊柱产生突起。

在兰科植物上,这些试验的不完善之处特别是在于上述含有生长素的物质总体并不在花粉粒本身之中,而是在它们的粘性物质中(就是因为这个缘故,上述兰科植物才形成了花粉块)。假设这些物质是用冷水抽提出来的,则余下的具有生活力的花粉,没有它们存在时,也能发芽。

也曾经在西瓜上进行过试验。西瓜的雌蕊是由三个心皮组成的,而花柱也由相应的三部分组成圆柱,其中每一部分的顶端都有柱头。假若把花粉只放到一个柱头上,则子房的相应部分就开始生长,结果产生了不对称的果实。看来,不对称果实产生的开始是决定于花粉物质总体的局部作用,以后在物质代谢过程中,又加上了正形成的种子和胚对年幼果实相应部分的相关作用。

但是上面所引用的试验,并没给从生理观点上来阐明授粉问题提供任何原则上的新东西。

有一些利用显花植物花粉资料来研究系统发育分类问题的严肃尝试,从授粉观点上阐明裸子和被子植物之间过渡类型的问题,在这方面进行了某些令人注意的观察,但还只是一般性的,并且目前还没有足够的说服力。

已知，番荔枝科 (Anonaceae) 是被子植物最原始目——多心皮目 (Polycarpiceae) 一的代表。因此在番荔枝科的一些种：Artabotrys odoratissima 和 Anona cherimolia 上的观察是值得注意的。这些植物的特点是花柱中具有在柱头基部开放的孔道，并且可以作为花粉的大道。它们的孔道里和雌蕊腔中曾发现整个的花粉粒。

从这种现象中可看到与裸子植物相似之处，在后者上花粉也直接与胚珠相接触；因为 Anonaceae 是双子叶植物中最原始的，所以这种相应性更令人注意。

在披针形蕨藨上所作的观察更有趣。这个植物的花柱是中空而开放的，以小孔与外界环境相通。一般，花粉是在柱头上发芽，但是曾看到在个别花柱的不同深度中，有从外面进来的没发芽的花粉粒。最后，曾在胚珠表面上看到处于萌发最初阶段的花粉粒。

某些简单的试验证明：被子植物花粉不仅是在柱头上能保持发芽的能力。且不谈花粉管在人工培养基上的栽培（虽然可能性是有限的）是上述假设的间接证明，此外，我们还有其他的试验证据。把某些植物柱头和部分花柱割掉；在后者的断面上放上花粉，它很容易地长入了残余花柱的深处。在杂交时，要把在短花柱上（例如在 *Tripsacum* 上）运行距离不长的花粉放在最长的玉米花柱上的时候，曾作过类似的试验。可能，下列山烟上的试验应该认为是更令人信服的。将没有从母体上取下的山烟子房腔剥开，并且在里面撒上新鲜的花粉。后者在直接靠近胚珠之处，具有开始朝向成熟胚囊萌发的能力。

所引用的观察说明，看来，在某些情况下‘被子植物的花粉保存了在子房任何部位——从柱头到子房腔——萌发的原始能力。

有关花粉保持自己生活力的问题，尽管它在实践上是有意义的，但直到现在还研究得很不够。但是已知，被子植物不同代表的花粉对贮藏时期的反应是不同的。如，黑麦经过半昼夜，而玉米或扁平早熟禾 (*Poa compressa*) 经过一昼夜就失去了发芽能力，而羽扇豆 (*Lupinus perennis*) 的花粉在干燥的空气中可以保存129天之久，在对这种花粉适宜的湿度下，可以保存210天。

一般，以风力授粉植物的花粉抗性较弱；如在干燥空气中，大麻花粉可以活两天，苧麻三天，而在湿度最适合的条件下——相应地是八和四天。

可以举几个例子说明贮藏条件对花粉的生活力有多么重要的作用：舌堇菜 (*Viola odorata*) 的花粉在干燥空气中保存了55天，而在湿度适宜的条件下——235天；仙客来 (*Cycla-*



图16 *Butomopsis lanceolata*，花柱孔道中和子房腔中的花粉粒
(根据B.M.Johri)。

a——在花柱孔道中有5个花粉粒；б——同样，在高倍放大下。可以看到花粉的构造；B——直接在胚珠上发芽的花粉粒。

men persicum 櫻草科的) 花粉相应地保存了18和185天, 欧洲毛地黄 (*Digitalis purpurea*) —32和172天。

个别情况下, 曾查明, 虽然老花粉还可以保存发芽的能力, 但是它的精子已经不能进行受精了。

应该考虑到, 花粉并不是功能相同花粉粒的总和。正常的花粉随着时间的延长逐渐地丢失发芽能力, 它的发芽率可降低到百分之几。

从实际的目的出发, 每个栽培植物的花粉应该单独进行研究, 因为不同材料的花粉对生态因子的反应是不同的。

自然环境条件, 对授粉过程具有很大影响。还在1861年 Hotmeister 就曾指出温度对授粉和受精的影响, 番红花 (*Crocus Vernus*) 在温暖、湿润而晴朗的天气下, 花粉管经过24小时可以到达胚珠的珠孔, 而在干燥的空气中——却要经过48—72小时; 三叶草 (*Trifolium pratense*) 在七月的炎热日子里, 授粉18小时之后卵细胞就开始分裂, 而在阴冷的十月里要经过35—50小时。这个植物的花粉管在30—40℃时, 生长就明显地停止了, 在这种温度下, 产生了高度的不孕性; 但是30℃对水稻花粉管的生长却是最适合的温度。

根据 Герасимова—Навашина 的观察, 黄鹌菜 (*Crepis*) 和橡胶草的花粉管在阿拉木图的气候条件下, 经过15—20分钟达到胚囊; 在莫斯科时, 花粉管的运行减慢了大约50%。

仔细地检查了大麦的授粉过程后证明, 某些品种在25—30℃时生长最快, 经过25分钟之后在卵细胞中就可以看到精子。50℃时就需要140分钟了。假若在曼陀罗上, 11℃时, 最初的12小时中花粉管运行了1.28 μ , 则在33℃时, 它走了5.8 μ , 就是说快了四倍。

对外界条件温度、空气(湿度等)反应特别敏感的植物, 例如蕎麦, 可看到花粉管生长的巨大变动。蕎麦是花柱异长植物, 当正常, 即同型授粉时, 由于外界条件、柱头和花粉年龄的不同, 从柱头到胚囊的路途可能在1小时到2昼夜才走完。

在梯布特庫地方植物代表上的观察, 可以作为自然界里被子植物在授粉过程中, 外界因子作用的鲜明例子, 它在萨哈拉南部最炎热的地区。这里, 一年的大部分时间里很少有昆虫, 而它们的生命活动是适应于一年中长达2—3月的雨季, 植物的花上看不到昆虫; 蜜蜂很稀少, 常遇到蝇类, 更常见的有黄蜂, 整年可以看到蚂蚁。

在这种条件下, 昆虫的行为决定于温度因素。土壤温度几乎整年等于70—80℃; 沿垂直方向上升时温度降低, 达到人的高度时, 有40—45℃。因此, 昆虫的授粉作用只有在蕎木方面才能谈到, 因为它们的花位于与地面较远的地方。事实上, 这里也只有树木才以昆虫授粉。

既然树木生长的很分散, 而娇嫩的花粉忍受不了熾热的空气流, 则风在授粉中的作用可能也很小。

这个地区的草本植物与灌木, 由于它们在进化过程产生了一些适应性, 就全成了自花授粉的了。它们的雄蕊紧紧地包围着柱头, 并且直接地把自己的花粉置放在柱头上。这些植物的祖先是昆虫授粉的, 它们花的构造发生了改变, 简化了。花冠和花萼的各部分, 由于紧紧地彼此靠近和有茸毛, 就转变成保护器官了; 花冠的颜色变成不鲜艳的了(褐色或暗黄色的)。甚至锦葵科和旋花科(*Convolvulaceae*)的花也是很小的, 几乎没有味道; 花内部的蜜腺也是很少有的。但是, 自花授粉并不妨碍大量结种子。这样的结实率, 是物种在异常严酷的外界

条件下能够生存下去的重要前提。

花粉管是花粉壁(内壁)伸出来而产生的。生长开始时,内壁经过某个外壁的孔而伸出来。然而锦葵科,葫芦科,桔梗科(Campanulaceae)的代表可以同时产生好几个突起,其中只有一个,超过其他的而成为花粉管。可以举出红蜀葵(*Althaea rosea*)作为产生大量花粉管的例子,它的花粉管有10个,而在准锦葵(*Malvaneglecta*)上有14个花粉管。

花粉管有时可以分枝,就象在冬寒菜(锦葵属),橡树,千金榆(鹅耳枥),胡桃,榛树等上所看到的。花粉管达到胚囊所应走的路途长度,决定于该物种花柱的长度和花的构造。个别情况下,花粉管长达几十厘米,例如在木本曼陀罗或是在玉米上。

到达胚珠时,花粉管时常已经不是以连续的细胞质丝与留在柱头上的花粉粒相连接了。花粉管的前端含有小颗粒状的活动细胞质,其中含有精子和正在消失的营养核,并且,在那里可以看到淀粉和其他内含物。

按其势力,花粉管走得距离可以比该物种花柱长度所需要的更远些。这可以用在鳶尾科 *Гиппеаструм*(*Hippeastrum aulcum*)上所作的下列试验证实。把在里面可以生长花粉管的花柱从子房上割下来,连续几次地放在上面放上同一植物的新花柱,花粉管曾继续在它们里面生长。自然,这种生长只能继续到一定限度。

从花粉萌发的开始就发现明显的变化。某些情况下,授粉后花粉经过几分钟就开始萌发(*Taraxacum kok-Sagyz*, 蕎麦, 黑麦),另一些情况下(某些苹果),甚至在良好条件下,也必需经过几小时才萌发。

花粉萌发时,生殖细胞或是精子在所形成的花粉管中移动。它们移动的方式还不清楚,然而无疑地,由于高度的弹性和不存在真正的纤维质膜,生殖细胞在移动中具有很大的改变自己形状的能力。由于物种的不同,生殖细胞转入花粉管的时间可由几分钟到几小时。把花粉萌发和花粉管生长作为生理过程来研究时确定,显然这两种现象决定于各种条件。

看来,花粉萌发所必需的物质总体是相当复杂的。在培养基中有整个的或是破碎的柱头,或是它们的浸出物时,一般都能促进花粉管生长,这事实就可以作为上述假设的间接证明。根据 Лебедев,大多数植物花粉外壁中的和进入柱头外部细胞中去的类胡萝卜素也促进花粉萌发。总而言之,水,无机盐,糖在必需的物质总体中具有重要作用。

阐明与花粉萌发和花粉管生长有关的生物化学过程的尝试,没有得到良好的结果,而且只是带有偶然性质的。

研究作为双子叶植物代表的金莲花 *Tropaeolum majus* 和单子叶植物百合科的 *Milla biflora* 时,曾确定,环状六碳醇,环己六醇促进花粉的萌发,在 *Milla* 上比对照提高90%,并且在两种情况下花粉管的长度几乎都是一样的。同样地,鸟嘌呤(嘌呤化合物)对花粉生长的促进作用也比对照提高157%,但对花粉萌发的百分数几乎没有影响。其他一些物质,例如萘酚乙烷和对位氨基酸,相反地,对两种过程促进的程度是一样的,其他化合物—维生素,嘧啶、嘌呤方面也看到类似情形。

既然柱头物质有促进花粉管生长的特殊性质,则,显然,所引用的试验甚至还不能近似地揭露花粉与柱头和花柱之间相互关系中复杂现象的真正性质。更不能忽视这样的事实,即被子植物中有些代表的花粉甚至在蒸馏水中也可以发芽。因为某些种的花粉是利用了自己的贮存物。

许多植物的花粉含有大量贮藏的营养物质。如，月见草的花粉有大量的淀粉，发芽时，由于呼吸作用和向脂肪的转化，其含量就降低了。棉花上，不只是在花粉管中可以看到淀粉，就是花粉管在花柱和胚珠组织里所经过的路途中也可以看到。花粉管的尖端代谢表现得最活跃，贮藏物质转化的产物也向那里输送。

花粉管生长速度的变化不只决定于外界因素，也决定于植物的种类，同时还决定于花粉管的生长是在本种的，还是其他种的花柱中。为了清楚起见，可以举出下列的例子。假若百合 (*Lilium auratum*) 的花粉管在自己花柱中大约每小时移动 $2.1\ \mu$ ，则在其他种的花柱中，它的生长就减慢了，在同样时间中大约运行 $1\ \mu$ 。

使人注意的是，某些植物中，例如鳶尾 (*Iris versicolor*)，花粉管的生长速度是递增的，第一小时是 $0.6\ \mu$ ，第三小时达到 $2.5\ \mu$ ，而第七小时达到 $9.5\ \mu$ 。在其他物种上，相反地，生长的速度逐渐下降。

花粉管从柱头达到胚囊的时间长度不同，这是被子植物代表在自己发育的过程中形成的。我国的许多木本植物上，例如：樟树上它是相当长的，有一个月，在千金榆上2个月，在赤杨上三个月，在榛树上四个月，而在各种橡树上从两个月到一年。

个别的兰科植物上，花粉管生长时间很长，杓兰 (*Cypripedium*) 上，这个时期达到几个星期，有些种上它生长得相当快，例如兰属 (沙列布属) 的种上，这个时期等于一到两周。在人工培养基上栽培花粉时证明，除了秋水仙素以外，向培养基中加各种物质没有得到一定的结果，而秋水仙素总是抑制花粉萌发和花粉管生长的。北美洲经常在花园中栽培的金縷梅 (*Hamamelis virginiana*)，授粉是在晚秋。冬天开始时，花粉管到达珠柄的基部，在那里冬季就停止了自己的生长，春天到来时才开始生长。这样，授粉半年后受精才开始。

看来，花粉管生长的速度还决定于花粉是大量的还是数量不足的。黄瓜成群生长的花粉管长度超过单独生长的45%。花粉数量多时，它们的长度在40—48分钟就达到 $200\ \mu$ ，而单独的花粉管走完这段路途需54—140分钟。

花粉管一般是经过种孔 (珠孔) 进入胚珠的，珠孔是胚珠珠心上部珠被的边缘没有衔接起来而形成的。花粉管的这种生长方式称为珠孔受精。少量植物上，花粉管不经过珠孔，而是以迂迴的方式——经过胚珠的合点；这些情况下，它只能在组织的细胞间生长。这种生长称为非珠孔受精，而这种现象称为合点受精。

合点受精最初是Treub在木麻黄上发现的，然后С.Г. Навашин在樟树，赤杨，榛树，千金榆，胡桃等其他植物上也看到了。在Навашин发现了单珠被代表的合点受精之后，曾想把花粉管的这种生长用在系统发育的研究上，认为它是原始的特征，因此，也就用来作为推论相应的科古老程度的证据。但是这个观点现在被放下了。已知，最古老的代表，甚至裸子植物的花粉管都是通过珠孔长入胚珠的。同样地现象也是原始的双子叶Ranales目所特有的。

相反地，一些其祖先花粉管生长是经过珠孔的专化类型中，也可看到合点受精。合点受精的植物上胚珠中的珠孔保留着，它不执行功能，或者甚至塞住了。

虽然以上列举植物的花粉管是经过合点长入胚珠的珠心，但是，他们在胚珠中继续自己的生长一直到胚囊的珠孔一端，并且把自己的内含物注入卵器区域。在其他植物上，例如斗蓬草 (*Alchemilla*)，花粉管是经过珠被长进来的。甘兰 (*Brassica oleraceae*) 的花粉管

一般正常地是从珠孔进入，但有时也经过合点。柳叶菜 (*Epilobium*) 的花粉管可以经过珠孔，也可以经过合点而进入。

珠孔塞也是花粉管在细胞间生长的一种适应，这还是1848年由 Hofmeister 最初描述的。珠孔塞是胎座的过分生长，一般呈现为一个伸长的细胞。它填充了花柱基部和胚珠珠孔之间的空隙。大戟科 (*Euphorbiaceae*) 和瑞香科 (*Thymelacaceae*) 的代表具有珠孔塞。

另一些情况下，内珠被是这样的长，甚至一直伸到花柱孔道去了。美国朴 (*Celtis Occidentalis*) 的珠被在自己生长时伸长，以转向花柱那部分的子房作基点，形成了彼此紧紧靠近的皱褶和盘卷。这种构造使花粉管由花柱向子房腔中去的非珠孔受精变得更容易了。

某些植物的珠孔孔道衬垫细胞，或是珠心上部细胞所分泌的粘液促进花粉管的生长。看来，*Nicotiana* 属的种中，衬垫子房壁内表面的表皮也分泌有利于花粉管营养的物质。花粉管向大量胚珠移动时，是沿着朝子房壁有突起的细胞进行。

所引用的事实，再加上把合点受精植物的其他性状比较一下之后，肯定地说明，非珠孔受精是由珠孔受精产生的。

在自然界的自然条件下，任何植物都不是只由同类植物花粉授粉的；多数情况下都会混有其他物种的花粉。根据某些研究者的意见，这种混合花粉应该对花粉和受精过程产生一定的影响。

某些实验性的人工授粉试验就是以这种假设为基础的，这些试验的目的就是揭露被子植物，特别是栽培植物授粉过程的特性。到目前为止，几乎所有这类试验都没有同时进行细胞胚胎学的辅助研究，因此，从它们所得出的理论见解和结论是基于所培养后代的形态描述和统计学的计算结果。

米丘林 И. В. 是以选择性受精方法进行被子植物授粉试验的首创者，他也是在果树授粉中首先采用混合花粉方法的。他这样写道：从1932年第一次结实的，并且是用梨，山楂，花楸，栗子，櫻桃，李子的混合花粉授粉的苹果树上采果子时发现，某些苹果树的苹果中有1—2个种子的形状是奇怪的，完全不象苹果种子，而在 No 58 的苹果树，沙夫兰·安东诺夫卡的苗木上只有3个果实，所有的3粒种子都是这种特殊形状的。从其余的树上收了26粒种子，因为这些苗木中有许多种子好象在果实中就已经发芽了，则只好于8月23日把它们播种在木匣中。5月14日把8株种间杂种的苗木移栽在苗床中（1933年）”。

在困难的种间杂交中，米丘林常常把极少量的母株花粉加入父本的花粉中，获得了良好的结果。根据米丘林的意见，这种方法可以更好的刺激雌蕊柱头，并且引起它们分泌对每个物种来说是特殊的液体，后者可以促使花粉发芽。



图17珠孔受精和合点受精 (根据С.Д. Навашин)

a —— 榆树的花粉管穿过珠被；

b —— 樟树的花粉管穿过合点。

米丘林还指出，当杂交两个不易结合的种时，加上少量对母本植株柱头反应良好的第三者的花粉，会得到正结果。例如，米丘林在杂交白蔷薇和褐蔷薇时，加上了玫瑰的花粉。

米丘林指出，物种与变种花粉的气味不同是决定于挥发油，它是雌蕊的兴奋剂。假若异缘花粉在柱头上不发芽，则在授粉的前一天，把一包需要的花粉放在一个装有与母本植株亲缘关系相近品种花粉的大纸包中，后者的挥发油把将用来授粉的花粉气味压倒，并且还有利于授粉过程。为了简化，在授粉前可以把需要的花粉和与母本亲缘相近的花粉按1:1/4的比例混合。

米丘林所发现的授粉特殊性质远比以前想象的复杂得多，因而就进行了一些试验，其目的在于揭露这个现象的性质，并且把它们利用到实践中去。在李森科院士的领导下，许多米丘林的继承者在这方面作了许多工作。

可以在一定品种的子房上，用自己和其他品种的混合花粉授粉的试验来证明向日葵选择受精的能力，某些情况下，培育从这种杂交所得的后代时，很明显地看到由其他花粉精子受精而产生的性状，在另一些组合中，完全保留了母本类型的性状，这说明是由同一品种的花粉授粉的。

在 Бабаджаниян 的试验中，春麦品种 Дельфин 预先去掉花药后曾发现授以 Лисичкин 品种的黑麦花粉然后才用 Эрпанацеум 品种的春麦花粉授粉进行杂交。黑麦的花粉正好放在年幼的子房上，这种情况下，第一代的后代中看到了明显的多样性。当再进行中间的一次授粉时，则产生了偏向母本品种 дельфин 的均匀一致后代，这与正常的对照杂交 дельфин × Эрпанацеум 所得的后代一样。

这些试验的结果证明，预先用异缘花粉给幼年的柱头授粉可以加强父性遗传，这种情况下，就是加强了另一个品种小麦 Эрпанацеум 遗传性。

这类试验中采用相应的胚胎学研究，自然，会在阐明这种选择性受精过程的所有复杂性上带来新资料。

Бабаджаниян 的另一个试验里，冬小麦 Ферругинеум 在用自已的花粉授粉之前，预先曾数次用春大麦 Нутанс басергечаский 花粉授粉。结果，获得了玻璃质的，红色的，单一类型的典型 Ферругинеум 颖果，同时也产生了浅红色，微白色，白色，稍具粉质的颖果。这种不均的播种材料比对照的更健壮。从这些资料中，曾得出这样的结论，在这里，从卵细胞发育开始到受精，辅助授粉对配子有间接的影响，

下列假设也是从米丘林观点出发的，根据这个观点，除了导致产生胚发育的配子融合以外，还进行着另一个过程，就是雌雄生物体另一种方式的结合，它在母体生物体上留下直接的痕迹。在这里，有两个父本类型参加了，其中一个参加了正常受精的直接过程，而另一个间接地，就象蒙导者一样，在受精以前，对卵细胞的形成产生适时的作用，从而给予合子新的特性。

Бабаджаниян 用黑麦所作的试验中，用异缘花粉来克服异花授粉植物自交时的不孕性，获得了良好的结果。

为此，当 Лисичкин 品种黑麦自已的花粉裂开以前，曾用春麦 Эрпанацеум 的花粉授粉；结果，在自交条件下，12个植株上的结实率摆动在2.8到28.1%。假若进行自交，而没有预先用小麦的花粉辅助授粉，则结实率摆动在1.7到2.4%之间。

从第一组颖果所长出的植株比从第二组纯自交所得的植株健壮、茂盛、早熟和高产些，然而在株高、大小上不如正常异花授粉的典型黑麦。

Авакян院士与 Ястреб 曾进行了下列混合花粉的试验。因为用冬小麦 Гостнаум 0237与春小麦 Эритроспермум 1160正交与反交所得的杂种植株是完全不成活的，则曾利用了混合花粉授粉。混合花粉是由等量的春麦 Эритроспермум 1160和其他冬麦品种组成的。结果产生的杂种植株是有生活力的，并且还具有冬麦的发育类型。因此作者们认为，从冬麦0237品种与春麦1160品种杂交所获得可能成活的明显杂种植株中，有按春性类型发育的，也有按冬性类型发育的，这只有春麦和冬麦品种的花粉粒一同参加了母本品种0237的受精时才可能。这个结论是从下列观点出发的，就是说，受精过程中，每个卵细胞不只接受一个精子，而且可以接受大量的精子。这个研究还要等待细胞胚胎学上的证明。可能，上述观点的证实就象 И. В. 米丘林认为那样，应该从生理的基础上着想，而不是从形态学上着想。

一些植物柱头的选择能力决定于花的年龄。黑麦和小麦杂交时产生很大的困难，因而在后者的成熟柱头上，黑麦的花粉粒不萌发。用黑麦的花粉给年幼而尚未开放的小麦柱头授粉时，就是说，在开花一到三天以前授粉，花粉萌发相当容易。这个试验证明，小麦的选择能力产生在开花的时候，在它的年幼的雌蕊上无论用自己的或是黑麦的花粉大约一样地容易授粉。

玉米花成熟的最初几天，由于雌蕊的选择能力，自己品种花粉的授粉占有优势。稍迟一些之后，选择性就降低了，并且从第11天起柱头就对自己和别的花粉授粉具有同等的程度的接受能力。

Голубинский 以米丘林的方法为基础——在远缘杂交中采用混合花粉——，并且利用 Кельрейтер 所发现的不同类型混合花粉在杂交中可以促进更好结实的观察，进行了一些试验，更精确的分析了这个现象。

曾发现，人工条件下培养两个种的混合花粉可以加强这两种成分花粉的萌发和花粉粒的生长。如，假若风铃草 (*Campanula persicifolia*) 发芽率有63%，而柳穿鱼 (*Linaria vulgaris*) 有19%，则两种花粉混合时它们两个发芽率的百分数相应地提高到74%和65%。

也看到过其他的比例。柳穿鱼在试验中有47%发芽了，苜蓿 (*Medicago sativa*) 有66.5%。把两个种的花粉混合起来时，第一种花粉生长得不好，只有39.5%发芽了，而在苜蓿上，相反地，发现增加到了78.5%。这样，第一种成分对第二种产生了刺激作用，而第二种却抑制了第一种成分。花粉管的长度也是同样的情形。

这类探索性的试验的结果证明，看来，各种花粉所分泌的物质在性质上是不同的。

同样也进行了阐明播种密度对花粉粒发芽和花粉管长度的试验。Голубинский 在被子植物11个种和14个属的各种代表，特别是在毛地黄、苜蓿、风铃草上的观察证明，密播提高发芽百分数和花粉管的长度。试验是用悬滴液法在15%的蔗糖水溶液中进行的；看来，大量的花粉，显著地提高了花粉所分泌物质总体的浓度，并且有利于花粉的发芽和花粉管的生长。

在这里，重提一下上面引用的 Кельрейтер 的试验，他曾把数过数目的花粉粒放在木槿的柱头上，并且确定了后者与它们数量有关的萌发低限。

棉花、秋葵和其他植物的授粉曾以两种方式进行，某些情况下，在柱头上放上大量的花

粉，在另一些情况下，放上限定数量的，不超过子房中胚珠数目的花粉。第一种大量花粉授粉的结果，产生了对该种来说在主要特征上均一的后代。相反地，在限量授粉下，获得了在大多数性状质量指标上变化很大的后代，与供试品种的典型标准有显著的区别。这些试验需要更仔细的研究。

某些情况下，例如果树和浆果作物杂交时，采用大量的花粉授粉。当穗状醋栗限量授粉时，浆果的结实率占授粉花粉数的39.1—42.4%；自然授粉时结实率提高到59.2—64.8%；假若花粉数量加多，则结实率可达到75—82.6%，就是说，与第一个试验处理相比，结实率增加了几近一倍。

穗状醋栗与醋栗杂交时，在限量授粉下，结实率是27.4%，在自然授粉下——41.7%，而用过量的花粉时结实率提高到占授粉花数的70.3%。

在大田作物上，用人工辅助授粉来增加花粉的数量。为此，例如黑麦在开花时抖动穗子，这样花粉就很容易在空气中传播，并且有相当多的花粉落在黑麦的花上。可以利用绳子来达到这个目的，把绳子从两边拉紧，举到穗子的高度在田中移动。在其他作物上，制定了另一些方法。

以上所引用的选择授粉和混合授粉试验的例子，在以后观察逐渐增加时，可以作为更全面着手研究受精问题的材料。

米丘林和 Келрейтер 首先在被子植物不同类型和种的授粉中采用了混合花粉，然后一些其他的继承者从实践的目的出发，也采用了这一措施，导致进行了目的在于揭露这个现象生理本质的试验，关于这些，上面已经谈到了。

Лебедев 的研究是阐明花粉萌发和生长生化机制的尝试之一。这个研究者确定，一般花粉的黄色或有时是橙色，是因为其中存在类胡萝卜素。同一个属的代表上，花粉中胡萝卜素含量的变动常常是相当大的。例如，向日葵，百合，锦鸡儿的花粉中，胡萝卜素和其他类胡萝卜素的含量最高。

虽然类胡萝卜素主要集中在花粉的外壁中，但是，看来它们对萌发的意义是很重要的，因为它们可以与柱头的分泌物一起创造特殊的环境。因此，产生了这样的想法，在给花粉发芽创造必需的条件中，不只是柱头乳状和表面组织起了作用，而且花粉自己外壁的内含物也起了作用。

这类的观察给解释采用不同种花粉混合时所发生过程，指出了途径，例如就象 Голубинский 的试验中所证明的那样，某些情况下，互相促进，而另一些情况下，单方面的促进，在第三种情况下，单方面的抑制。

为了揭示柱头组织和生长的花粉之间代谢的性质，其他一些研究者，曾经一方面采用了同型花自交时不能结实材料（例如撞羽朝颜），另一方面采用了具有大量花粉，可作为研究授粉性质时生化分析的植物（例如百合）。

在白百合 (*Lilium candidum*) 上进行了胡萝卜素作用的研究。在这个植物花粉中胡萝卜素脂复合体的影响下，柱头中的物质代谢活化了，特别是表现在柱头乳头的呼吸强度增加上，这时，乳头被粘液所复盖。

下列事实可以说明百合授粉的复杂过程，只是加上一种胡萝卜素脂的浸出液，还不能够使柱头乳头的活性提高，只有向这种浸出液中加上甚至是预先提出自己类胡萝卜素的百合

花粉时，柱头乳头的活性才提高。因此，百合花粉中，还有其他同样必需的物质。

百合花粉的分泌物扩散地进入乳头中，并且在几小时内就被它们所吸收。抽提出类胡萝卜素之后，百合花粉的发芽能力并不丢失。因此产生了这样的结论，花粉类胡萝卜素的效果不是直接的，而是通过加了柱头生命活力而产生的。试验也证明，在自然界的条件下，用类胡萝卜素脂处理柱头，然后用预先去掉自己类胡萝卜素脂的有生活力的花粉授粉，与用正常花粉授粉相比，柱头吸呼强度的增加是一样的。比较用去掉类胡萝卜素的花粉授粉和用正常花粉授粉的结果时，发现第二种情况的受精比第一种高四倍。

用正常花粉给割掉柱头花柱的受伤表面授粉，根本不能受精。

以上所引用的白百合试验结果证明，授粉过程在生物学上是复杂而多方面的现象。

另一个研究授粉的好材料是撞羽朝颜 (*Petunia violacea*)，曾用它进行了一些试验。

И.М.Поляков 采用酵母法发现撞羽朝颜出现B组的维生素。授粉使这组维生素在柱头和花柱中显著地增加了。并且增加的程度也决定于授粉本身，因为在异花授粉时，维生素的含量显著地升高，而自花授粉时增长较少。

Михайлова 把另一个花的柱头移植到花柱上时，在自交下消除了不孕性。撞羽朝颜还被用在另一些授粉的试验中，我们列举其中的一些例子。当花粉管长入自交不孕的撞羽朝颜花柱中之后，这个花柄在10毫米的高度上割下来，并且浸入10%的葡萄糖中。假若割下的花柱是经过自花授粉的，则花粉管从花柱中继续长到人工培养中去，在后者中长得很短；假若花柱是异花授粉后取下来的，则花粉管会继续生长，因此它的长度也是很大的。

另一个试验是这样，自花授粉以后，在10毫米的高度上把花柱上部割下，并且很快地移植到另一个花柱上。类似的移植在异花授粉之后也进行过，第一种情况下，花粉管长达22毫米，在第二种情况下，长达42毫米。

其他阐明花粉萌发和花粉管生长问题的尝试中，可以指出兰科及其他科的个别代表上进行的试验。例如，从这些植物花粉物质总体中，能分离出可以引起兰科合蕊冠增大的物质。合蕊冠是由雄蕊丝长在一起而产生的形成物，也称为中柱 (*Columella*)；后者的生长在这里不决定于中柱的细胞分裂，而主要的是决定于它们向基部的伸长。这类物质在加热到100°C之后也不失去自己的特性，但是在过氧化氢影响下，就显著的减弱。

这些物质包含在花粉块里并不在花粉中，而是在粘着花粉的基质中；上面已提到，可以用冷水从花粉块中把它们提取出来，而花粉的发芽力并不丢失。

因此，这种兰科植物的授粉方式可以想象为下列情形，花粉块在柱头分泌物的水分中吸胀，在这里，粘着物溶解，显然这有利于花粉粒的萌发。

因为随着花粉管的长入，中柱和子房也继续增长，胚珠也同时形成和分化，不能只用分泌物的作用来解释这些过程的产生。看来，以后的发育，是靠子房组织的内含物与花粉管组织的内含物复杂的相互作用来进行的。

曾经进行了目的在于研究花粉管在属间杂交中行为的试验，以曼陀罗作为母本植物，花粉是由各种植物上取来的，茄科的花粉比其他科物种的花粉萌发非得好并且也快。

在曼陀罗上，用缩短柱头到胚珠距离的方法，没能使异缘花粉管长入珠孔中去。这种情况有利于这样的假设，就是，在正常授粉下，胚囊对于房腔中生长的花粉管具有一定的向化作用。

某些情况下，不只是在同一属的不同物种上，而且就是在分类关系上较远类型的物种柱头上，花粉管也比较容易生长，并且能进入花柱中去的事实，说明生长的过程一部分决定于相似性质的代谢，而另一部分决定于花粉自己具有开始生长物质本身的储备。但是，分类关系上较远类型的花粉管，甚至于一一直长到非常靠近胚珠的地方，但不能进入它们的珠孔，至于胚囊就更不用说了。从这里可以作出结论，当花粉管生长结束而要进行受精时。在雌配子体范围内，看来产生了该类型典型的代谢特征。

有几个花粉管同时进入胚珠和胚囊是一些植物所特有的。属于这类的植物有黑胡桃 (*Juglans nigra*)，鼠尾草 (*Myosurns minimus*)，蕎麦 (*Fagopyrum*)，月见草 (*Oenothera*)，榆树 (*Ulmus*) 等。这个事实是值得注意的，因为不同品种玉米和番茄的混合花粉授粉试验资料，对有关几个父本类型参加受精的推断是有利的。

关于柱头接受授粉能力时间长短方面有个别的报导，这些报导证实，有时在花开放几天之前，柱头已经具有接受花粉的能力了。另一方面，被子植物不同代表上，已开放花的柱头接受花粉能力的时间有时较短，有时相当长。

例如，在蕎麦上，看来，甚至于在适宜的生态条件下，也只局限在两天之内。在黑麦上这种能力保留大约十天，同时在出现柱头时表现得最强烈，并且连续保留四天，而以后接受能力迅速下降，在适合条件下，还能持续12昼夜。

对卵细胞在胚囊中保持受精能力的性质没有研究过。看来，它与柱头和花柱输导组织的生活力具有一定的相关关系。

无疑地，某些被子植物，卵细胞的生命活动可保持几昼夜。

单珠被的代表，兰科植物在这方面占有特殊地位，个别代表的胚珠和它们胚囊的形成在授粉后才开始，当花粉管靠近胚囊时才结束。已经指出，花粉管的生长可以持续几个月。类似的现象，虽然不以这样明显的形式出现，也在某些合点受精的物种上看到。

小麦年幼未开放花的柱头，花药还未成熟，已经能够接受花粉。Д.А.Долгушин以研究配子的选择能力为目的进行了下列试验。年幼小麦花的柱头上，每隔两天授一次黑麦的花粉。

试验的结果使得有根据认为，在年幼的柱头上黑麦花粉容易萌发，而在成熟的柱头上，就是说，开始开花之后，这种能力就消失了。因此得出结论，雌性成分的选择能力只是从开花时才出现的，小麦年幼的子房，一般来说用自己的花粉或用黑麦的花粉都一样地可以授粉。

个别植物上，柱头分泌物总体的活性表现得特别强。撞羽朝颜 (*Petunia violacea*) 可以作为这种例子；这个植物的柱头，除了自己的花粉以外，还引起其他各种植物，例如，忽布，曼陀罗，山烟，烟草和其他属于6个科中11个属植物花粉的萌发。根据 Голубинский 的资料，把撞羽朝颜柱头的水浸物干燥和重新把它溶解后，作用效果仍然保留着。将浸出液煮沸，同样不改变它的化学性质。因为在这之后，它仍保留着自己的活性作用。

很难说，为甚么被子植物个别代表的柱头能够促进各种花粉萌发。可以假定，在物质总体的组成中有各种各样的成分，它们各别的种类可以促进这些或那些花粉的发育。

研究者对导致自花不孕的自交不相容性给予很大的注意。已知，相当多的植物自交就会

不孕。这种自交不相容性的原因从生理方面还完全没研究过。可能，这种特性不是绝对的。在水芥菜属 (*Eruca sativa*) 上曾指出，甚至花芽开放的前一天它们还没有自交不相容性，在开花的那一天表现得最明显，以后开始逐渐消失。棉花上，当自交授粉时，存在的物质总体阻碍花粉萌发，或是抑制花粉管的继续生长。

黄百合 (*Hemerocallis lutea*) 上，花粉管生长的各个阶段中，自交不相容性在授粉和受精时表现得不同。某些情况下，花粉管可能在花柱中只运行不远，而另一些情况下，花粉管很容易达到子房腔，在进入后者时停留一下，只是经过几小时后才进一步长进去。

最后，在第三种变异中，花粉管可以无阻碍地进入胚珠中去，但是，在这些情况下，种子很少形成。这里，不相容性的原因可以从花粉管与胚珠和胚囊之间代谢的某些拮抗作用，或是精子和卵细胞之间的拮抗作用中看到。这种现象在苹果和普通甘兰上也存在。

某些研究者把自交（特别是果树——李子，甜樱桃和其他果树）的不孕性与它们花粉管生长缓慢的情况联系起来。

个别植物，例如毛地黄 (*Digitalis purpurea*) 柱头中促进花粉萌发的物质，看来在花柱中也有，因为在这个植物上，当把花粉撒在预先把柱头去掉断面上时，也有花粉管存在；在棉花上，相反地，这种试验产生了负结果。

在这里，重提一下上面引用的山烟与 *Nicotiana Langsdorffii* 杂交的试验，在那里，与花粉管正常生长的同时，还发现了明显的负向化性。

第一个确定自花不孕决定于外界环境的功绩应属于达尔文。在其他的例子中，他指出，*Passiflora* 属的某些种用自己花粉授粉时是不孕的，但温度变化了或嫁接在另一个砧木上时，就使它们变成可孕的了。某些植物，例如罂粟 (*Papavagum*) 或 *Thunbergia alata* (*Acanthaceae* 科的)，在季节的初期是自花不孕的，但是晚一些时候就形成了许多自然自花授粉的果实。

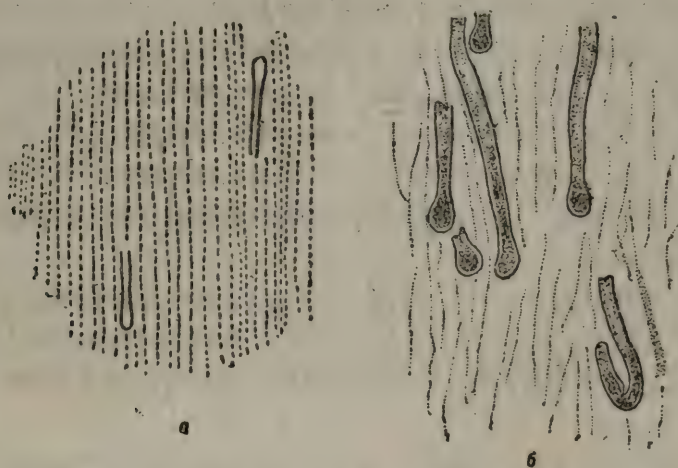


图18. 花粉管向柱头的方向生长 (根据R.C. Модилевский)

a—*Nicotiana Langsdorffii* 花粉管在山烟柱花中沿自然方向生长——向子房腔，而在转了180°后——向柱头方向生长；б—*Nicotiana glauca* 的花粉管在 *Nicotiana disulovii* 花柱中的生长。下面的花粉管弯曲了，并且开始向柱头方向生长。

达尔文在比较了罂粟科的金葵花 (*Eschscholtzia californica*) 在巴西和英国的自花不孕性资料之后假定, 低温促进这个植物的自花不孕性。当结束了自己对被子植物自花不孕性研究的分析时, 达尔文指出, 大多数情况下, 它决定于影响植物的条件, 并且进一步说, 周围环境能够很容地, 并且是这样独特地影响繁殖器官的事实, 在各方面都是很重要的。这里, 引用达尔文下列言论是很合适的: “自然界中, 恐怕再也没有比性成分对外界影响的敏感性和它们相互之间亲和力更令人惊奇的了……。我们看到, 那些用自己花粉授粉完全不孕的植物, 但是用本种中任何另一个个体的花粉授粉就可以结实的时候, 其性成分应该是多么敏感阿, 假若使这类植物受到改变了的条件作用时, 虽然条件的改变可能是不大的, 但是它们或多或少的就成为不孕的了。同种三形花柱异长的植物上, 属于同一物种的三类雄蕊花粉对胚珠的作用是不同的。在一般的植物上, 当把另一个变种, 或只是把同一变种不同个体花粉与自己本身的花粉同时放到柱头上去时, 则前者比自己本身的花粉具有更强烈的作用。在那些具有几千个同源种的大科系中, 其中每个柱头毫无错误, 并且准确地可以把自己本身花粉与每一个其他科的花粉区别开来”。

虽然最近十年来对被子植物授粉问题给予相当注意, 但是这个问题的生理和生物学方面却在某些程度上还很不清楚。这种状况的原因是, 受到关于本物种所有配子的等价性, 关于只有细胞核参加受精作用, 和最后, 关于以一定数目预定因子组合来解释自交下不相容性等形式遗传学概念压力的结果。无论是在其他一些生物学现象中, 或是在授粉过程中, 这种对所观察现象的见解不能扩大和加深我们在相应领域中的知识。相反地, 按其本质来说这些形式遗传学的解释封闭了真正揭露和阐明所研究现象的道路。对被子植物授粉和受精的研究方面也不例外。

虽然达尔文的广泛而多方面的研究, 阐明了异花授粉的意义和自花授粉的害处, 还阐明了花柱异长现象, 虽然存在有半世纪以来个别研究者零散的有价值的观察, 但是在米丘林没有从新的角度, 从对受精过程真正的辩证唯物主义理解出发而提出这个问题以前, 现代开花生物学没能在理论方面和实践方面走出原则性的新的一步。这种理解的核心就是把注意力着重集中在选择性受精上, 因为它是多方面的, 经常伴随有性过程的现象。

既然选择性受精是米丘林学说中主导的一环, 那么李森科院士和它的追随者给予这个领域中的实验那样大的重视, 就是可以理解的了。但是在这方面的研究, 实验, 计划工作多少也有十来年了, 一直到现在, 还没有同时进行细胞胚胎学的分析, 而这是更深入掌握关于选择受精主要问题之一所必需的。

不久之前, 还把从授粉到精子与卵细胞和极核结合这一段过程的所有实质, 只归结为花粉管把雄配子带到胚囊中去的过程。实际上, 雄配子体的作用是相当复杂的。虽然被子植物雌雄配子在形态上是极端简化了的, 但是这两个配子体所执行的功能是多方面的, 并且是有分化的。

我们对这个问题所持有的少量资料, 引起了作出某些原则性结论的欲望。

花粉粒在柱头上的萌发, 花粉管以后在花柱中的生长, 然后继续进入子房腔和胚珠的过程, 主要决定于雄配子体与孢子体植物组织复杂的相互关系。物质的相互代谢, 不只决定于花粉管的生长和营养, 同时还影响到子房和胚珠的组织。在雌配子体的影响下, 在其中所形成的胚乳和胚相当大的作用下, 胚珠才转变成种子, 子房才转变成果实。然而这个过程的最

初阶段是花粉管在它自己生长时引起的。花粉管对果实形成的直接或间接影响，可以用直感现象来证实，而直感现象，将在有关胚乳一章中详细谈到。这里只是提出，产生与父本类型有关的直感性状，是与受精同时传给果实的。

花粉管的影响，在某些兰科植物上表现得最明显。这些植物上，甚至胚珠和胚囊的发生和形成也只有在授粉之后才能开始；同样，在多胚现象和其他情况中，也存在这种影响。

达尔文在当时已指出，被子植物授粉时，选择性反应的细致与精确性甚至在同一类型不同个体之间都带有绝无仅有的性质。异花授粉的机制主要也就是以这个生物学特性为基础的。低等植物，如在藻类上的试验，证明了配子在受精过程中对于象类胡萝卜素这种进行有性行为所需要物质的反应能力。同时还确定了配子结合准备阶段的分化性和顺序性，证明甚至在藻上有性过程也是复杂的。更有根据认为，这个过程在被子植物上分化得更深刻些，看来，在那里，这个过程是分为几个相连续的阶段进行的。种间杂交时对花粉管行为的观察证明了这种假定。这种观察给目前把准备受精的时期分为三个阶段，提供了根据。

花粉粒和花粉管与柱头和花柱之间相互作用的第一阶段，是雄配子体与母体的雌孢子体相互作用的阶段。在这个有性过程的时期中，花粉粉管最初表现出嫌气性，继之，是好气性（有时是嫌气性）的向化性。第二个阶段是花粉管与胚珠的相互作用，就是说，象第一阶段一样的成分之间的相互作用。最后，在有性过程的第三个阶段就决定于两个配子体和它们配子之间的相互影响了。在有关授粉，杂种的胚胎发育和胚乳等章中所引用的观察，特别是山烟与 *Nicotiana Langsdorffii* 杂交的观察可以作为例子。

实际上被子植物的这些过程，在自己的顺序性和从一个时期向另一个时期过渡的渐进性上，应该还可以再分化，但是目前由于没有试验资料和足够的观察，还不能进行分析。

正象已指出的，雄配子体，特别是花粉管的作用，决不只限于把雄配子送入胚囊中去与卵细胞和极核结合，它的作用是完全，更复杂的。从这个事实中得出两种结论。第一，受精行为不只限于两性性成分的结合。这个过程只是性过程的结束环节，而花粉粒在柱头上的萌发才是这个过程开始环节。第二，花粉管所有内含物都参加了有性过程。假若生殖细胞在形成两个配子后是消失了，则营养细胞以很快就衰老的花粉管内含物形式出现的原生质体，在某些时期内对母体孢子体，就是说对柱头、花柱、胚珠、子房的体细胞，和最后，对雌性配子体——产生明显的作用。

因此被子植物受精，无疑地，是具有选择性的，并且应该以达尔文和李森科院士的理解来进行研究。这种见解是，受精是从花粉粒落在柱头上开始，而结束于配子融合。此外，受精不只是决定了胚和胚乳的形成，还决定了种子和果实的形成。因而，被子植物上，从广泛的意义上来说，受精是由花粉粒准备萌发、花粉管生长、将自己的内含物注入胚囊和雌雄性成分的结合组成的。对这个问题我们在研究了有关被子植物受精问题以后，还要回过头来讨论。

第四章

受精

只有当生物学家，特别是植物学家觉察了植物上有性别存在，并且进一步研究了它们的生殖器官之后，植物受精的问题才会产生，然而把性别问题提高到科学实验水平上来的是俄国科学院工作者Кельрейтер；他第一个在植物育种中采用了杂交方法。Кельрейтер用Nicotiana属的代表进行种间杂交，获得了具有中间性状的后代，同时也无可置疑地证明了植物性别性的存在。虽然这些非常重要的发现还是在1761年完成的，但是为了摆脱学者们在这个问题上的守旧心理，使得一些研究者还坚持工作了80多年。

后一个时期，开始了一些关于授粉的研究，它们在达尔文关于异花授粉和自花授粉的卓越试验和观察中，达到了自己的盛期。

这就是作为受精问题中基石之一的，确定性别和开花生物学的长期路程。

与此平行地，也从胚胎学角度上认识了授粉过程，发现了花粉管，确定了雌雄配子体发育的细节，这就是作为提出受精问题前提的另一个基石。

但是，十九世纪80年代开始时，对这个过程的错误的概念还存在着。统治的意见认为，雄核从花粉管出来后，预先溶解了，扩散入卵细胞中去，在这里，为了与卵细胞核结合又重新恢复了。Strasburger也支持这种观点。而种子植物受精的真正性质，是由俄国植物学家П.Н.Горожанкин发现的，他证明，裸子植物花粉管的尖端不总是关闭的，它还是要开放的，“次生核，或精原子是直接进入卵囊中去的”；在另一个地方，他又指出，“受精过程是由花粉的核与后生胚囊的卵核直接结合而开始的”。这样，Горожанкин在裸子植物受精学说上按置了第一个路标。只是在这之后，Strasburger在被子植物上的发现，才又证实了这一点。这样，应该承认Горожанкин是受精的首先发现者。

将要进入十九世纪的时候，受精方面曾有下列出色的发现。1898年我国卓越学者Навашин曾在欧百合(Lilium Martagon)和嫩贝母(Fritillaria tenella)上发现了双受精，他最主要的工作是在基辅大学完成的。他的报导十分清楚地确定，“当雄核……逐渐接近卵核时，极核就移向胚囊中心，在那里相迂，并且与另一个雄核结合”。这个卓越研究者关于“看见与认识不是一回事”的特殊格言鲜明地表现在他发现双受精的例子。在被子植物上Strasburger, Guignard, Sargant, Mottier, Арнольд在自己的制片上，还在1898的以前几年就看到了双受精，但是他们确只是看到了，而没能认识到这个现象的规律性。只有С.Г.Навашин理解了它的意义，这不只是由于自己敏锐的观察，并且还因为他没有受到一般在科学上对某些所研究现象评价时，很快就形成教条的影响。

我们不准停留在双受精发现的细节上，这方面，有一些评论文章，然而想简短地阐明它被发现之后，在这个领域中近50年来的成就。

双受精发现之后，被子植物的受精过程主要归结为下列情况。花粉管到达胚囊之后，一般是穿过其中一个助细胞而进入胚囊中去，这个助细胞与自己的核一起就被破坏了。同时，花粉管也开放了，它的内含物注入胚囊中含有极核的中央细胞里去。一个精子走向卵细胞，并且与它结合。两个细胞的内含物形成了一个新细胞的原始体，称为合子，并且雄核与雌配子融合，第二个精子与极核接触，并且它的核与极核融合起来，而细胞质成了胚囊中央细胞的组成部分，其中花粉管的内含物，死去的助细胞原生质体和所有的反足细胞都被吸收了。

Dahlgren 20年前写的文献评述中，就指出属于76个科211个物种中存在双受精过程，自然，从那时起，所观察到的数目更多了。但是双受精作为被子植物的一般规律，还不只是在数量方面被证实了。

双受精的规律也在具有不同构造类型胚囊的植物上存在。豆瓣绿 (*Peperomia magnifolia*) 的胚囊中曾看到第二个精子和8个极核结合，高大戟 (*Euphorbia procera*) 上与四个极核结合，柳叶菜科 (*Onagraceae*) 与一个极核结合。

从所列举的观察得出，不管与第二个精子结合的极核数目是多少，双受精在各种类型的胚囊中都存在。



图20 在欧百合 (*Lilium Martagon*) 上的双受精 (根据С.Г.Навашин)，精个中的一个与卵细胞接触，另一个与早已结合在一起的极核结合。

本身产生了两个不同的方向。区别可归结如下。一种方向的作者们持这种观点，认为花粉管向胚囊移动的过程中，生殖细胞的细胞质开始破坏，结果所形成的精子成了在花胞管的共同细胞质中飘游的核。



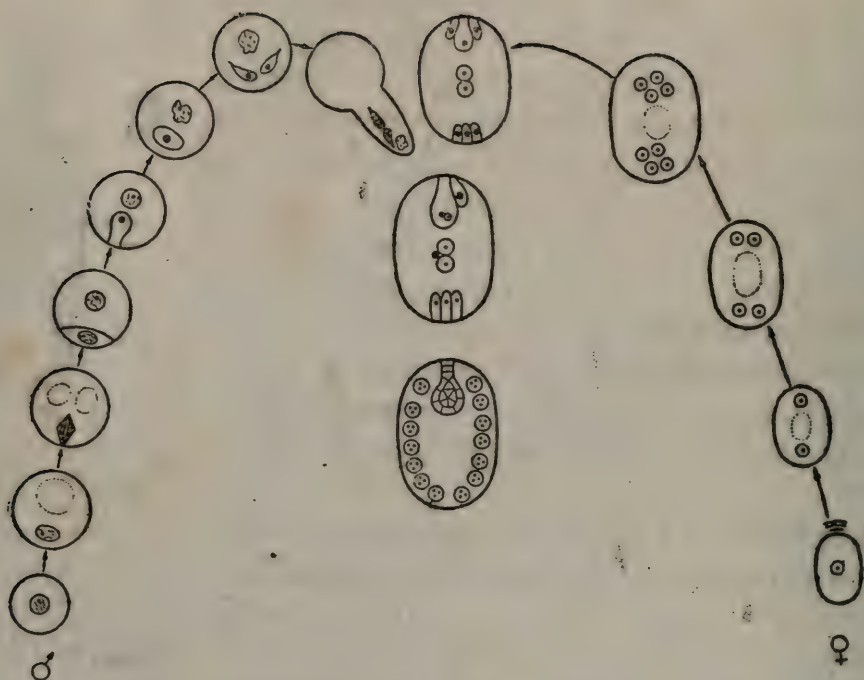
图19 向日葵胚囊的纵切面 (根据 С.Г.Навашин)

л.с—花粉管，с—助细胞，ов—卵，ек—胚囊核，сп—两个精子；在高倍放大下（在两边）。

双受精的进一步研究分成了好几个方向。从形态方面曾注意了精子的形状。Навашин 已经注意到精子核的形状。他在向日葵，贝母和百合上所确定的蠕虫状弯曲的精子，在被子植物其他代表上也看到过。相反地，其他的种具有一般形状的核，同时它们并不具有明显的染色质成分，而是处于代谢活动状态。当精子逐渐靠近极核时，不仅其形状有变化，而且某些情况下，还看到他的体积也增大。

Навашин 曾试图证明精子运动的独立性，当时没能获得直接的证实，但是Кострюкова和Чернояр-ова 用活材料进行研究证明，生殖细胞和精子细胞具有这种运动的能力。

关于受精时精子是细胞还是核的问题，在最近30年发表了许多工作：很有趣的是，从 Навашин 学派本



图式 7 雌雄配子的发育，双受精，胚与胚乳的形成。

这种情况下，受精过程中无论是与卵细胞核还是与极核结合，只有核参加。但是这种支持形式细胞遗传学原理所得出观点的绝对立场，碰到了一些导致产生另一种概念的观察。由Фппн所领导的方向，在被子植物不同科的大量代表上，无可置疑地确定了，精子是一个明显的细胞，并且具有细胞所特有的形态特征。这些精子——细胞在花粉管中，一直保留到它们进入胚囊的时候。个别的情况下，在胚囊中也看到精子是以细胞形式存在的。Wylie在苦草属(*Vallisneria*)上，于1941年所进行的研究是最近的工作之一，文章中附有很好的绘图。这个植物的精子——细胞看得很清楚，并且它们越过助细胞之后，直接与卵细胞相接触。但是作者没能看到以细胞形式相结合的受精过程，而他只是根据间接的推测，作出这种结论的。认为精子核进入卵细胞后，在卵细胞附近并看不见精子细胞的残余物，而极核与精子核结合，在极核极附近却有第二个细胞的残余物的说法。也属于这类的推测。



图式8不同类型胚囊中的双受精。第一行——双受精的时候，黑圆点——精子；中间带黑点的圆圈，在胚囊中间是极核；带一个点的圆圈——单倍体的极核；带三个点的——三倍体的。第二行——胚囊，带有两个细胞的胚和两个核的胚乳下。面的椭圆——胚乳核中的多倍程度($2n-15n$)。杂种镶嵌胚乳($2n+m, 4n+2m$)；上边的椭圆——黑圆点的数目等于产生胚乳原始体的单倍体核数。

胚囊的类型

- 1——抑叶菜；
- 2——分布最广泛的类型；
- 3——波斯贝母；
- 4——小兰雪；
- 5——沼澤大戟；
- 6——兰雪(*Plumbago europaea*) (碱松属)
- 7——智利Gunnera；
- 9——透明豆瓣绿；
- 9——茸毛豆瓣绿；
- 10——杂种镶嵌胚乳；

精子具有细胞性质说法的支持者认为，只是因为精子细胞的脆弱性以及它们在固定时不易保存，因此不能在任何物种上都能看到它们。特别是К. Ю. Кострюкова 在培养许多百合和鳶尾科种的活花粉管上所作的大量研究，巩固了这种观点。例如她无可反駁地确定了欧百合的精子也是细胞，而当时尽管 С. Г. Навашин 具有高度的制片技巧也未能在固定的材料上看到。

直到现在，一些研究者还坚持认为受精时雄性细胞的核脱离了细胞质。他们是从这种想法出发的，

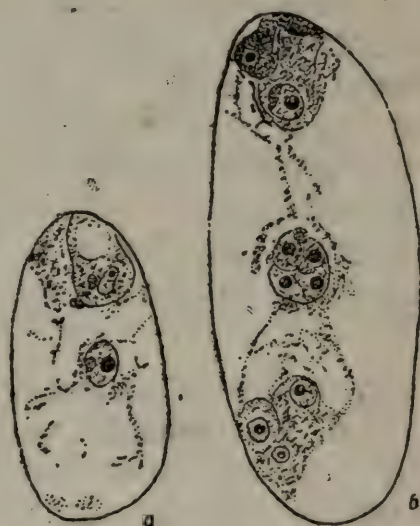


图12 不同构造胚囊的双受精
(根据Я. С. Модилевский)

a——狭叶柳叶菜 (*Epilobium angustifolium*) 在四个核的胚囊中一个精子在卵细胞中，靠近它的核，而另一个已经进入了唯一的极核中； b——高大戟 (*Euphorbia procera*)，在16核的胚囊中，一个精子与卵细胞核结合，而另一个与四个极核结合。

即，在进化的过程中，雄配子的细胞质失去了自己的意义，因此就按照自己的看法来谈论米丘林生物学的某些原理，认为，花粉管的细胞质与处于其中的精子核（它的细胞质破坏了）在一起，具有雄性受精原始体的作用。Герасимова—Навашина 提出假设，认为被子植物受精过程中产生了飞跃，这种飞跃表现为雄性核与花粉管的细胞质完全结合成为一个系统。因此，根据作者，营养细胞的细胞质应该看成是雄性细胞质的成分。

但是这种见解与一些其他的想法以及下列的事实相矛盾。应该记得，有些高度组织的科，如菊科或禾本科的代表，形成明显的精子细胞是它们的特性。这样，很显然，在被子植物的进化过程中，这个特性是没有改变的保留下来了。因此认为这些细胞的细胞质必然退化，而加入了营养细胞；（后者的核在所有被子植物上，将近受精时，毫无例外地破坏了），是很少有可能的推测。

假若考虑到研究被子植物雄性成分时技术上的巨大困难，则一切根据都是有利的下列观点，即在被子植物上，我们看到的都是以细胞形式存在的精子。

受精过程不能只归结为核的结合，或甚至于是整个细胞的结合。注入胚囊的花粉管内含物，无疑地，也被合子和胚囊的中央细胞所同化，并且不会不对它们进一步的发育产生影响。由于受精的结果，在胚囊的功能上产生了根本的变化，最先表现为不断很快地生长和对胚珠与子房进一步发育的作用上。

双受精过程本身也应该有分化，既然精子在胚囊中是细胞，则卵细胞的受精就表现为两个细胞的结合，就是说两个不同的核和两个带有自己质体原始体等的细胞质的结合，同时，改变了的花粉管内含物也部分地扩散入年幼的合子中去。

极核的受精也表现为它们与从精子细胞中出来的精子核相结合，而这个精子细胞的细胞质与胚囊里含有极核的中央细胞细胞质结合。

卵细胞的受精，导致形成典型的、稳定的和具有生活力的胚，它是从新细胞——合子——发育出来的，合子是两个配子相互同化的产物。精子核与极核的结合是类似的，但同时又是多少有些不同的过程。

大概胚囊腔中，胚乳核在自己发育开始时的环境与合子原生质体所处的环境是不同的。

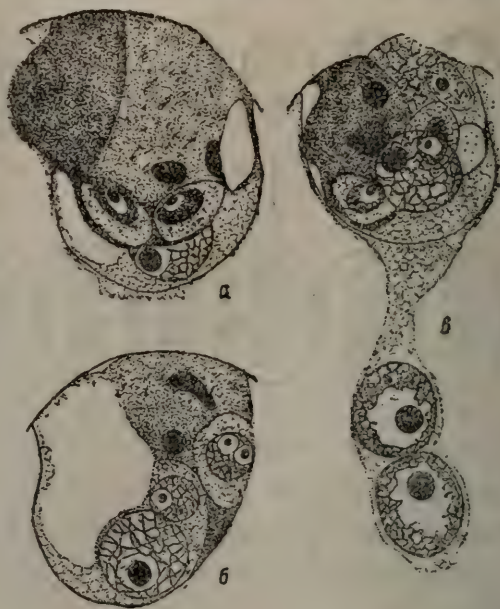


图22 在螺旋苦草 (*Vallisneria spiralis*) (根据Wylie) 的受精作用。

a——从第二个花粉管来的精子细胞，处于助细胞下端已受精的卵细胞壁上；两个助细胞已混浊了；б——一个雄核与卵细胞核相接触，而另一个从自己的细胞质中出来；B——上面是性器官；透过卵细胞可以看到精子细胞，它们在卵细胞的下面；被花粉管穿入的助细胞混浊了，还含有营养核的残余物和助细胞核。下面可以看到两个极核。

因此胚乳核的分裂强度和它们的分化，有时导致过度生长，并且使它们转变为吸器。但是当花粉管和胚囊其他细胞的物质逐渐被吸收时，另一种同化的条件就开始了；以后胚乳和胚之间相互作用的性质就改变了，并且胚利用胚乳而继续发育，在某些种上，胚乳完全被利用了，在另一些种上，部分地被利用。

对胚囊中由于双受精的结果所发生的过程，持有这种见解时，无条件地，应该认为双受精是每一次结合都产生另一种功能的有性过程，。应该考虑到，Навашин发现了双受精之后，两次结合的异质性问题立刻就被提出来了，并且变成了相当混乱和独特的概念。

Навашин本人精确地叙述了菊科和兰科代表中第二个精子的不同行为之后，在关于这些科的受精作用简短报导中，十分肯定地说出了自己对双受精性质的观点。因为 С.Г. Навашин研究了热带的兰科植物，例如 *Phajus blumei*。他发现，当双受精时，这个兰科植物的第二个精子与两个极核接触，但并不与它们结合。结果，这个植物的胚囊中完全不产生胚乳核，然而受精的卵细胞发育为胚的过程进行得很正常。由于这些观察 Навашин 写道：“注意到这个特殊的事实，（Навашин指的是这个热带兰科植物 互相接触，而并不结合的极核和精子核之间的孤立状态——H.M）在其他植物上，雄核与胚囊极核结合现象总是存在的，很难看出胚和胚乳形成之间本质上的差别，并且胚乳就象胚一样，是有性过程的环节，胚囊中央细胞受精以后，就可以称它为带有中心核的原生质了。

Навашин发现了双受精之后，某些大植物学家曾在自己以前研究过的老制片上证实了这个现象，他们是忽略了双受精过程，或者就象Навашин所说的，看到了这个现象的特殊性，但除了认为是一种偶然性以外，别无其他。在关于有性过程的双受精本质所产生的争论中，可能，这些研究者讨论这个现象时，受到某些沮丧的影响，企图贬低它的意义。

如，Guignard与Навашин相反，说这是假受精(Pseudofecundation)，但是并不举出这种论断的使人信服的理由来。由于第二个受精的特殊性，Strasburger提出把极核与精子的结合称为“营养受精”。

但是，所有这些名词的琢磨，都与有关直感现象研究的实验相矛盾，这些实验巩固了Навашин的观点。

用非甜玉米的品种花粉给具有皱颖果的甜玉米授粉时，当代所有的颖果都象父本植株一样，是光滑的。这种现象都称为直感现象，说明这种胚乳具有杂种的性质，自然是从有性过程中而产生的。

最近的实验研究证实了直感产生的这种解释。曾采用不同玉米品种的混合花粉，它们的胚乳和胚的颜色是有区别的。同时组成混合花粉中的一种类型玉米花粉管的精子，能使胚乳和胚产生颜色，试验得出了以下的结果。雌配子体的两次受精中，当同时有不同品种的二个花粉管进入时，卵细胞可以被一个花粉管的精子受精，而极核被另一个精子受精。从采用不同花粉混合授粉相应杂交所获得的719个颖果中，32个是具有带颜色的胚乳的，而394个是无色的。后者中有99个还含有带色的胚。这个试验重新证实了胚乳起源的有性性质，并同时还说明第二个受精作用对卵细胞受精来说，具有一定独立性。

近来，应当注意采用人工培养基进行植物的组织培养。研究从种子和胚乳上隔离下来的未成熟的和杂种胚的培育方法，是这个领域中的一部分。也有只研究胚乳的组织培养的。在

这方面，玉米胚乳上的试验结果是值得注意的。玉米胚乳只有在一定(不太早也不太晚)的年龄时，有再生的能力。它能产生愈合组织和许多的折点，突起和芽状的突起。在非常稀有的情况下，可以形成幼根，而曾在某种情况下，产生了带有根和幼茎的轴，幼茎有绿色的带有小叶子的芽。这个小植物死掉了。研究产生小植株的胚乳时，发现有许多初生分生组织的形成物，其中只有一个分化为小植株，好象胚柄似地与胚乳连接在一起。

所引用玉米胚乳再生的情况，给一些原则性的想法提供了依据。这里我们叙述它是因为这个试验也巩固了Навашин把胚乳作为通过有性方式而产生的第二个胚的观点。

某些其他的现代胚胎学研究，也丰富了我们在受精方面的知识。我们指的是与无融合生殖有关的现象，双受精发现之后，即在1900年，曾首先从胚胎学上证实了由没受精的高山触须菊(*Antennaria alpina*)卵细胞，可以单性地形成胚。从那时起，类似的事件显著地增加了；同时还发现了一些在无融合生殖中令人注意的变异，例如，曾确定了所谓假受精的现象。

假受精的胚是不经过受精，单性地从卵细胞，无配子地从助细胞或反足细胞中发育成胚，但是，以后的胚胎学研究证明，胚乳的形成只能由进入的花粉管中一个精子使极核受精而产生，在委陵菜属(*Potentilla*)，金丝桃属(*Hypericum*)的种和早熟禾(*Poa*)的个别类型上就是这种情况。

这样，从两性融合转向无性融合生殖的过渡中，被子植物的个别代表，在双受精中更稳定和保守的，并不是“主要的”卵细胞受精，而是极核的受精。

应该指出，在金光菊属(*Rudbeckia laciniata*)上发现的，与假受精相结合的双受精过程的独特性。这个种的花粉管进入胚囊，并且放出两个精子来；其中一个与极核结合，并且产生胚乳原始体，另一个进入二倍体的卵细胞中，但是并不与它的核结合，也不退化，而一直是在卵细胞的细胞质中保持生活能力。此后，在自己发生上是二倍体的卵细胞开始分裂，变成两个细胞的胚；同时单倍体的精子核分裂为两个在体积上显著比胚核要小的核，它们保留在胚柄细胞中。称这种分裂“中间型受精”并不完全适合。这种没有把双受精进行到底的类型，在某种程度上，可以作为是被子植物假受精产生的最初阶段形态图式。

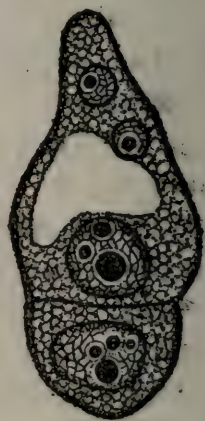


图23 金光菊 (*Rudbeckia speciosa*)
(根据Battaglia)

胚的上部细胞中除了有这个细胞的大核之外，还有两个小的；它们是由受精时，没与卵细胞核结合的那个精子核分裂而产生的。

上述的事实导致这样的结论，Навашин把双受精认为是两个性行为(在卵细胞方面和在极核方面)的论断是完全被证实了。同时两个性行为在自己的后果和胚与胚乳以后的功能上有本质上的区别，关于胚乳存在时间是短暂的以及把它的作用只局限为供给胚营养的概念，从假受精上的观察看来，是简单化了。实际上，胚乳具有多方面的，更重大的作用；所以进化过程中有性繁殖时，在某些情况下，极核比比卵细胞更稳定的事实是有一定意义的，关于这些，将在胚乳一章中谈到。在与双受精有关的其他现象中，还可以指出下列的一

些。既然雄配子与卵细胞和极核的结合进行得很快，则这个过程的细节就很难研究。在 Герасимова 对黄鹌菜 (*Crepis*) 受精的观察中，这个问题阐明得比较清楚。精子的核靠近卵细胞核时，呈卷曲而缠绕的线状，然后在卵细胞核的膜上伸展开来。进入卵细胞核腔的精子核还全可以区分清楚；这时候，其中首先可以看到产生了勉强觉察的核仁，它的体积逐渐增大。同时精子的核变成好象是多孔形的，并且成为不连续的了，最后，失去了分辨两个核染色质的可能性；只有两个核仁的存在证明受精已完成了。有性过程的最后阶段是两个核仁的结合。

某些植物上，在受精结束以后，可以看到花粉管还保留很长的时期。在榆树上，当胚已经具有20个细胞时，还可以看到它们，培甘 (*Hicoria Peean*) 受精2—3星期之后还可以看到它们。

木瓜 (*Carica papaya*) 的宽大花粉管在受精后还可以保留到8个星期，而 *Oxybaphus nyc-tagineus* 或者是在紫茉莉 *Mirabilis nyctageniflora* 的种子形成时，花粉管还保留着；有人认为它执行吸器的功能，从珠柄的分泌细胞中将营养物质运输到胚中去。

一些研究指出，植物和动物界的雌雄细胞之间，在生物化学上也有区别。特别是在某些被子植物代表上的观察是很可靠的，曾确定，雄性和雌性配子体细胞中的核，对核的费尔根核酸反应不同。花粉母细胞、单核花粉粒、营养细胞和精子细胞的核具有明显的正反应，例如在车前草，花蔺，三色堇，金桃上。同时生殖细胞的核比营养细胞核中的核酸要多很多。雌配子体上就是另一回事了。那些植物的胚囊核中间，只有反足细胞核保持有正的核酸反应；年幼的卵细胞核表现得很弱；而在成熟状态时，无论是卵细胞还是极核都具有清晰可辨的负反应。花粉的成熟与核酸的增长是同时进行的，而卵细胞成熟时，核酸却在消失。

既然用苏木精染色时，成熟胚囊中所有的核大约着色都相同，则应该推断，雌雄配子核的周边质具有不同的化学性质。自然，核的这种状态，只能是决定于两性配子的重要生物学差



图24 绿色黄鹌菜—*Crepis capillaris*的受精作用
(根据Е. Н. Герасимова—Навашина)

a——授粉后52分钟的部分卵细胞核。雌核的表面上可以看到连续的卷曲成球的线状精子；b——授粉经过72分钟以后，胚囊的次生核部分。精子具有同样地形状；B——已经有精子核进入的卵细胞核，精子核还保留为连续的线状；Г——卵细胞核，其中看到精子核开始分解。

別，看来后者决定于雌雄配子体发育过程中代谢的不同。

两个精子与卵细胞和极核的结合几乎同时进行，某些物种上，有时在卵细胞中有某些延迟，个别情况下，可以看到与极核的结合有些延迟，结合的结果是不同的。大多数植物上，胚乳初生核最初分为两个，然后很快的继续进一步分裂。受精的卵细胞核，在第一次分裂的前期开始之前的某些时间内（几小时，有时是几天），停留在静止状态。可以举出秋天开花的植物秋水仙（*Colchicum autumnale*）作为极特殊的情况。它的卵细胞是秋天受精的，而合子的核要在第二年春天，经过4—5个月后，才开始分裂；胚乳的核是秋天形成的。

花粉管运行的途径，是在助细胞与卵细胞之间，或是在助细胞与胚囊壁之间，或是直接穿过助细胞。某些植物上花粉的尖端进入胚囊之前，有时是在胚囊腔中，形成两个分枝，带有一个精子的分枝与卵细胞接触，另一个与极细胞接触，就象在撞羽朝颜和馬齿莧上所描述的一样。

花粉管进入胚囊任何一种方式下，靠近花粉管的助细胞都被破坏；有时两个都死掉了，就象在鼠尾属（*Myosurus*）上看看到的；稀有的情况下，两个助细胞在某些时间内还保留着，如在苜蓿（*Medicago*），豌豆（*Pisum*），田黑种草（*Nigella damascena*）等上面，在 *Fuchsia* 上，助细胞可以在受精后保留五天。

既然某些（很少）植物根本没有助细胞，则由此曾提出很少有根据的结论断，认为它们对受精过程的实现没有特殊意义；此外，还认为助细胞对花粉管生长有向化作用是没有根据的。

但是某些对不正常胚囊的观察证实，也有认为卵器，特别是助细胞与花粉管之间有一定相互作用的观点。

狭叶柳叶菜（*Epilobium angustifolium*）上我们曾确定了这种情况，当花粉管进入中心含有四个相同核，而不是具有卵器和一个极核（*Oenothera*型）的胚囊中去时，在珠孔一端看到带有两个精子的花粉管。看来，没有助细胞存在时花粉管不能开放，至少是没看到精子向胚囊核方向移动的任何征状。

拉马克月见草（*Oenothera Lamarckiana*）配子体构造的破坏，如表现在没有卵器，或卵器构造不正常时，花粉管的行为也就不正常，甚至它们深深的长入胚囊腔时，在珠孔的一端也不开放。

助细胞中看到的，上述以线状器形式出现的特殊形成物，也说明了助细胞的这种功能。这种线状器是由被细胞质丝穿透的纤维罩状物组成的，可能其中有果胶质。

这种结构指明，除了影响精子的移动外，助细胞的主要功能为分泌活动。根据Haberlandt的意见，分泌的功能可归结为：产生纤维分解酶和果胶质酶，它们引起花粉管顶端壁膨胀和溶解，也就促使其内含物流出来。

但是也应该注意到，看来花粉管的开放还可以通过其他途径。如槭松科（*Plumbago*和 *Plumbagella*）这种完全没有助细胞类型的胚囊，也可以进行正常的受精。此外，也有这样的受精情况，即当花粉管内含物流出时，两个助细胞并不产生变化。

关于被子植物受精的形态特征方面，还可以再述叙某些涉及到雌雄配子体受精过程的组织学观察。对淀粉的观察就属于这类。在某些科的种上，曾确定胚囊中有淀粉粒存在。它们是在胚囊形成时，从1—2核阶段，而另一些上是在更晚些的阶段上开始产生的。

个别情况下，淀粉就充满整个胚囊腔，如在椴树(*Tilia*)。落花生(*Arachis hypogaea*)等上面。淀粉的累积在受精前达到极限。但是有的情况下，如热带单子叶植物黄眼草(*Xyris indica*)则更晚些，当胚乳核已经形成时，还有大量的淀粉。有时在不成熟的，一直未受精的胚囊中，例如在天竺葵或天竺葵属上，也曾查明有大量的淀粉粒。

根据某些研究者，卵细胞中(北美洲植物 *Podophyllum peltatum* 小蘗科)也有淀粉粒。

假若注意到被子植物胚囊和卵细胞中有大量的线粒体时，则其中有质体原存在，应该认为是自然现象。某些植物的花粉和花粉管中，特别是在花粉管的顶端也含有淀粉，有时是这样多，甚至于生长的花粉管都用不完。

可以认为受精时，质体的原始体，淀粉粒和花粉管的其他内含物进入胚囊腔中，特别是进入助细胞中，如在月见草上所发生的那样。月见草雌雄配子体的淀粉形状不同。在月见草 *Oenothera tetragyna* 受精的卵细胞中，曾发现花粉管所特有的纹状淀粉粒。这些颗粒的痕迹，甚至在四个细胞的胚中还可以看到。这证明质体和质体原可以在卵细胞受精时由父本类型传递过来。

刺伤山烟子房后，在未受精的胚囊中，我们曾获得单性生殖的胚乳。后者核的周围可以看到小淀粉粒的出现；当然，有时在未刺伤子房胚囊中，也可以看到淀粉粒，然而数量少些。

关于胚囊中以一定形态形成物出现的其他后含物的存在，还没有可靠的资料。

假若说被子植物受精过程从形态方面研究得还很不够，则从生理观点上来看，研究工作实质上处于萌芽状态。这方面的研究，近来在实验的基础上广泛地展开了，这是由于从米丘林观点提出了选择受精问题的缘故。

恩格斯在反杜林论的一章中写道：“生命是蛋白质体存在的形式，这种存在的方式，在自己实质上，就是这些物体的化学组成成分的不断更新。”。李森科院士有关同化——异化过程改变时有机体特性也改变的原则性指示，与这个原理完全相符合。特别是涉及到受精过程时；李森科院士在“苏维埃农业生物学的创造者”一文中写道：“孟德尔——摩尔根主义者叙述的受精过程是极端错误的。孟德尔主义者说，在性细胞核结合时，雄配子的染色体就与雌配子的染色体成对的并排在一起，他又说“因此得出，生物体的原始体是从何种性细胞获得的，则该生物体也繁殖完全一样的性细胞。孟德尔——摩尔根主义就是生物体本性的不变，没有新类型的产生”。

李森科院士的特殊功绩，在于他发展了米丘林学说，给予受精过程本质以唯物主义的理解。李森科坚决地提出拒绝陈旧的受精过程实质的概念。“本质上，受精过程，就象在活的生物体中一切其他过程一样，从属于同化和异化的法则两个性细胞的结合——这就是同化过程，相互吸收的过程，结果从两个性细胞(雄的和雌的)中产生第三个新的细胞，称为“合子”。

需要从新的实验入手解决对受精问题的这种理解。

在这方面进行试验工作的时间虽然比较短，但是所积累的材料，提供了很可引为例证的新资料，这就产生了以米丘林观点来多方面研究受精实质，同时也进行细胞胚胎学，生物化

学和生理学观察的需要。

米丘林是这些试验的首創者。这些试验，或者是在于采用各种类型的混合花粉，或者是在于把少量的母本花粉加到另一种父本花粉中去，或者是（当两个种的花粉和柱头不相容时）加上第三个种的花粉，它使母本个体产生良好的反应，或者是用自己花粉的气味抑制其他花粉的气味。应用混合花粉的良好结果使受精问题中的米丘林生物学新观点获得了胜利。

在发展这些由米丘林所创造的授粉方法中，还出现了一些新的东西，关于这些，已在授粉一章中谈过了。

从上面列举的例子中，很显然的得出，以有性蒙导作用作为基础的各种授粉新方法，改变了受精的特性，并且对后代产生相应的后果。

一些观察也指明，植物性器官和性細胞的成熟程度对受精的结果有重要意义，因为受精选择性的产生，形成和息弱的过程，是与性器官和性細胞的年龄处于一定依赖关系的。

从试验的资料中同样地表明，由于把相应的植物培育在不同的生态条件下，性細胞变成异质的时候，受精过程和后代的生活力就得到更好的保证。

授粉和受精试验中，特別注意到精确的应用相互有区别的，而且是与母本也不同的，具有一定特性的各种父本混合花粉。这种授粉的结果，在第一代和以后几代中进行分析。从这类杂交的例子中，我们讨论三个有关玉米，番茄和棉花的试验。

Фейренсон用玉米所作的试验中，曾利用颖果颜色上有鮮明特征的品种：若是母本类型特点是有白色的颖果，则作为父本类型的混合花粉成分中采用了或者颖果的特点是具有紫色糊粉层和深黄色胚乳，或者具有红色的果皮。后代的分析证明，在一些植物上曾出现具有受两个父本类型花粉影响的性状的果穗。

用两个其他棉花品种混合花粉给一个品种授粉时，在第一代中曾看到在一个植株上出现两个父本类型的性状。这个试验中。母本的植株较矮，具有绿色的叶子和茎杆；一个父本类型的叶子和茎是深红色的，而另一个埃及棉的花药是鮮黄色的，茎杆具有长的节间。

个别第一代的个体，同时具有从埃及棉遗传来的，黄花药和长节间，还有从第一个父本类型得来的红色地上器官。

用两个其他品种，它们相应地是具有红色叶子和掌状裂叶的两个父本类型，给具有宽裂叶棉花的母本类型授粉时，可以看到同样现象。

Турбин和Богданова在杂交时用了自花授粉植物的纯合子品种。象研究者所说的那样，他们选了在一般条件下具有隐性性状的品种作母本植株，而采用了每个具有一种显性性状的品种作为混合花粉的成分。

可以举出组合中的一个作为例子。假若母本类型是黄米丘林品种的番茄，它带有单杆型和黄颜色的隐性性状，则混合花粉中采用了两个品种，就是“计划”和黄樱桃品种，它们具有下列特征：第一个具有单杆性的隐性性状，但是有红色的显性性状，而第二个非单干性是显性性状，但是黄颜色是隐性性状。

混合花粉的各种杂交组合，在第一代和第二代中进行了分析。杂种后代的比较证明，特别是在第一代中，可能有两个父本授粉品种的显性性状结合在一起，而在对照杂交中不存在。进一步曾证明，两个最初授粉品种的性状甚至在第一代中一个性状不存在时，也可以在杂

种第二代产生。

所引用的玉米、棉花和番茄的试验，应该认为是试探性的，因为它们没有同时进行细胞胚胎学的检验，而没有它，多重性受精的机制就不能阐明。

由于试图阐明受精多重性的问题，近来对多精受精研究的兴趣显著的增长了，就是说，当卵细胞受精时，有比一个还多的精子参加受精作用。

从过去在这方面的胚胎学观察中，可以提出С.Г.Навашин用黑胡桃 (*Juglans nigra*) 进行的下列工作。他指出，由于有几个花粉管的进入，黑胡桃的胚囊中存在几对精子是很平常的现象，М.В.Чепуровский曾在鼠尾草属 (*Myosurus minimus*) 上指出类似的现象。另一些研究者在美洲榆，轮生酸模，黄木犀草，粒状虎耳草，加拿大水生列当，水松，攀绕白前，东方风信子，两花高粱，秋水仙等上面也发现这个现象。这个不完全的目录说明，对不同科被子植物的一些代表来说，接受数个花粉管的能力是它们有的特性。因此，完全可能，采用混合花粉时，有几个不同父本类型的花粉管可以很容易地同时进入胚囊中去。

关于辅助精子的观察是要少得多。在粒状虎耳草上，有一次曾看到两个精子与卵细胞接触，并且有一次与已结合的极核靠近，另一种情况下，在德国榉柳 (*Миркария* 榉柳科) 上当双受精进行的时候，曾看到第三个精子从助细胞走出来，和第四个精子靠近已经在这以前接受过另一个精子的极核。在Любистика (繖形花科) 上，有一次曾看到卵细胞旁边有三个精子；在黄顶冰花 (*Gagea lutea*, L.) 上，曾看到卵细胞接受两个精子，就是说二精受精。

最后，近几年来，曾在某些兰科植物，紫斑沙列布 (*Orchis maculata*)，*Epipactis latifolia*，在卵圆对叶兰 (*Listera ovata*) 上，根据研究者的确定，可以看到2至8个精子与卵细胞核相接触。既然在这些兰科植物中曾观察到不正常的，而是含有二倍，多倍数目染色体的胚，则曾推断，在这类情况下，受精时，卵细胞曾与几个精子结合。

也可以用一些禾本科颖果发芽的观察来作为证实二精受精的间接例子。某些情况下从一个颖果中产生两个双生幼苗；在软粒小麦、燕麦、猫尾草 (梯牧草)，毒麦 (*Lolium*) 和其他的双苗中，曾看到三倍体的植株；产生三倍体胚的原因之一，很自然地，可以认为是在个别情况下卵细胞与二个精子结合了。

黄鹌菜的雌蕊中有一个胚珠，Герасимова-Навашина曾看到进入胚囊的许多花粉管把几个精子也带进去了。根据作者的意见，大量的花粉管强化了受精过程。黄鹌菜上，每三个胚珠中就可以看到多精受精现象，但是卵细胞和极核多精受精只有两回是确切是可靠的。

最近以来，出现了很多工作，涉及到多重性受精的问题，试图给这个现象找出形态学的根据。Элленгорн和Светозарова用鳶尾进行的工作中，采用特殊的方法，企图证明多重性受精，扩大多精受精现象的含义。他们顺便还要使读者相信，被子植物精子有复杂的构造。根据他们的观察，精子体含有基部和顶端颗粒和两个鞭毛。这样，根据Элленгорн和Светозарова，被子植物的精子中，具有与石松纲 (*Lycopodiaceae*) 一样的构造。但是，已知，现代的系统发育学，并不认为被子植物是从石松纲来的，而是经过蕨类植物，它的精子具有另一种构造。注意到作者们企图用一些不能令人信服的绘图来证实自己不只是在精子构造上的观察，而且还要证实一些其他的与多重受精有关的观察，必须仔细地检验作者所引用的观察。

但是，从Элленгорн和Светозарова的多重受精现象观点的新东西出发，我们认为应该

談談涉及到他們所描述的與多精受精有關的體細胞受精作用。

根據上述作者們的論斷，有大量的花粉管進入胚珠和進一步進入胚囊中去。結果胚囊中可以看到大量的精子，其中一些參加了卵細胞和極核的受精，並且可以導致多精受精。但是沒有參加受精過程的精子，進入圍繞着胚囊的體細胞，並且使它們受精。

胚囊在自己以後發育的過程中，以鄰近的體細胞作為營養；後者在體細胞受精後，自然獲得了新的特性，因此，改變了的物質代謝，應該使發育的胚繼承那些引起了上述胚珠體細胞受精的精子所特有的父本性狀。

這個值得注意的假說，在Элленгорн和Светозарова的研究之後，被Васильцова用來研究柑橘科的多胚現象。已知，柑橘科上多胚現象是廣泛存在的。同一個種子中產生幾個胚是經常看到的，按它們產生起源來說，不定胚占有顯著的地位；它們是由胚珠的個別體細胞開始發育的。觀察確定，從這些不定胚中可以產生出非母本植株所特有的性狀來。這種情況使Васильцова認為，這種區別可能是由於另一個品種的精子引起體細胞受精，而產生不定胚的結果。

作者用一定的柑橘科植物，進行大量受粉，在他的胚胎研究中，曾發現幾個花粉管。其中一些進入胚囊引起雙受精，和多精受精，另一些花粉管，越過胚囊，進入珠心組織，把自己的內含物注入個別細胞中，這樣，就刺激了它們的分裂，使它們轉變為不定胚。作者在結實的和不孕的品種上，也看到過珠心細胞的這種體細胞受精。這樣，Васильцова把偏向父本類型性狀不定胚的產生，解釋為體細胞受精。不定胚不只是一些珠心細胞的後代，就是說母本類型的後代，而且還是雜種，因為在混合的組成中，另一種花粉也參加了它的產生過程。

上述Элленгорн，Светозарова和Васильцова的觀察，至少使被子植物受精過程的概念擴大了，並且帶有原則性質。但是只要是在這類多精受精和體細胞受精研究中，涉及到雄性成分時，就不得不指出，展示的材料是不能令人信服的，而作者們卻利用它們試圖鞏固他們的論點。因此，在這裡，必需嚴肅地，同時應用另一些細胞顯微技術方法來檢驗實際材料，特別是關於體細胞受精。

在這裡提出Герасимова—Навашкина所詳細描述過的綠黃鵪菜（*Crepis capillaris*）受精過程是很適宜地。因為，清楚的繪圖，提供了精子從它們進入胚囊到與相應核結合的演變全部形態情景。作者在不正常的狀況中，描述幾對精子進入同一個胚囊中去，同時只有一對精子進行雙受精；其他的很久之後還可以在胚囊腔中看到，在那裡。它們逐漸退化了。只有Герасимова所描述的帶有三個核仁的胚乳核和胚囊中有12個精子存在時的卵細胞二精受精的一種假設情況，證明了多精受精的可能性。這樣，在黃鵪菜上，精子的活動可以很好地進行追蹤，作者證實多餘的精子退化了，而只有例外的現形下，個別時候，有二精受精的可能性。

當回到Васильцова的觀察上來時，應該指出，花粉管在胚珠體細胞之間生長是相當普遍的现象。這種條件下，關於柑橘科的這些花粉管把自己內含物注入被擠開的細胞壁空間看法，是不會遇到反對的。但是證明花粉管內含物，特別是精子，注入那些產生不定胚細胞中去的繪圖，遠不能令人信服。自然可以假定，迷路花粉管的內含物，內在地決定了從具有能動性的體細胞產生不定胚的分裂和發育的特性。這些花粉管的作用就象第一代果皮有父本植株特征的直感現象一樣。受精過程生理米丘林的观点，自然可以解釋與直感現象相似地產生

异质不定胚的可能性。换句话说，更自然的是这些迷路花粉管以代谢方式影响能动细胞的生理性能，结果它们恢复了新的分裂能力。表面仅有细胞质层的脆弱精子细胞，要穿透成熟体细胞的纤维质壁是很少可能的。

我们没有足够的根据认为，只用多精受精来解释多重受精的企图是正确的。许多仔细的胚胎观察有利于这样的观点，就是，普通卵细胞和极核相应地与一个精子结合。只有例外的情况下，可以发生二精受精和多精受精作用。

在一些植物上的确可以看到有几个花粉管移近珠孔，并且甚至于进入其中。但是大多数情况下，其中只有一个进入胚囊中去。只有不多的植物上，例如胡桃，鼠尾草属（*Мяшечко-стилка*），黄鹌菜，在胚囊中可以看到几个花粉管。其他植物上，在合欢，蕎麦，月见草慈姑和某些兰科植物上，可以看到同时进入两个花粉管。

应该指出，在胚囊中有两个以上的精子的情形，并不象某些未与大量不同科的属种材料接触过的生物学者所想象的那样经常。

假若在胚囊中看到多余的精子，则并没发现它们直接与卵细胞结合，然而也不排除这种可能性。

看来，多重受精的形态解释应该认为是简单化了的。根据米丘林从多重受精生理观点的立场出发，是更有前途的，也更广泛和深入的包括了显花植物的受精问题。

不预先决定在阐明多重受精形态本性时细胞胚胎的分析发现了甚么，让我们谈谈那些在被子植物受精方面已经知道的，并且在某种程度上有助于解释受精多重性过程生理特征的一些要点。

关于玉米，上面已指出，实验曾证明当用两个授粉者的混合花粉时，曾发生双受精作用，在那里卵细胞被一个父本类型的配子受精，而极核被另一个父本的精子受精。也要看到，当有几个花粉管进入胚囊腔中时，所有的花粉管都把自己内含物注入那里，后者逐渐在中央细胞中被吸收。

可能，在受精过程中还要考虑到下列情况。把带有极核的胚囊中央细胞受精与卵细胞受精相比较时，不同之处在于中央细胞同化大量的成分。第二个精子的细胞质与胚囊中央细胞质结合，后者的细胞质同化了花粉管注入的所有内含物和助细胞，在大多数情况下，还有所有的反足细胞。助细胞和反足细胞在生物化学上，应该与胚囊中央细胞有些区别。带有退化营养细胞核的花粉管细胞质，虽然具有衰老雄配子体的特性，但是究竟还保留了父本类型细胞质的特征。这样，甚至在一般的授粉下中央细胞及其极核的受精，甚至从外表上看，也是复杂的生理过程。

这个情况，特别是在不同父本类型花粉管的直接和间接影响下，也应该决定胚乳功能的多方面性。

这种多方面性，尤其可以由下列情况所引起，即当含有极核的中央细胞受精时，不只是任何一个父本类型的一个精子可以参加。而且混合花粉不同成分中的2个和更多的精子也可以参加；上面已指出，胚乳的形成与所结合核的数目完全无关。因此，在用混合花粉授粉时，中央细胞的极核与比一个更多的精子结合，是完全可以想象的。

再者，还有不同父本类型花粉管复杂内含物同化作用影响的生理方面。很容易想象，不同的原生质结合后，这种胚乳的细胞将具有新的性质。胚乳和发育中的胚与胚珠体躯组织和

母性孢子体之间的相互影响，最后可以获得表现出那种或某种父本性状变异的能力。以后的细胞胚胎学研究，将要证明所提出的想法有多少根据。

还应该从一般生物学立场来谈谈受精作用的观点。李森科院士深入了米丘林关于受精作用除了形态一方面以外，还要区分生理一方面的原理，指出，受精过程就象在生物体中任何过程一样，是以物质代谢——同化和异化作为基础的。某些人认为双受精是一种适应，以保证胚乳在吸收进入胚珠的养料上比胚珠体细胞具有一定的优越性，这种假定是从苜蓿胚珠受精的观察中得出的，苜蓿上自花授粉的胚珠早亡比异花授粉多5倍。这种死亡是与内珠被细胞具有很强的活性而使得胚和胚乳饥饿发生的。这种现象称为体质不孕。看来，在异花授粉上产生的胚乳，具有一定的优越性，关于这个将在胚乳一章中详细谈到。

Презент从进化观点来说明双受精的想法是更有原则性和值得注意的。根据他的意见，双受精对被子植物是有利的，因为生物体为了自己的发育，而利用胚乳作为养料，这样，在自己形成的早期可以较少地受到外界环境一些因素的影响。

胚（或幼苗），从胚乳那里得到特殊的养料，因此它特有的性状就在生活的初期不容易受到改变，而这时生物体是可塑性最强的，也是倾向于变化的。

因此，双受精是精密的机构，它有利于物种在保持自己种性的前提下，传播到更广的生态区域中去。这种观点意味着，成长的和已稳固的植株就成为可塑性较小的，自然，也就对生态和土壤条件的变动比较稳定。

从关于受精作用的所有叙述中得出，把授粉和受精过程区分开是人为的。因为从花粉落到柱头上起，雄配子体与是孢子体，然后是与母体植株的配子体之间相互代谢的复杂过程就开始了。因此授粉过程应该看作是统一的有性过程的开始阶段，而胚囊中配子的结合是结束阶段。由此直接得出，用不同授粉的方式相应的干预被子植物有性过程也可以影响后代的形成。

上述资料说明了在受精问题研究中的巨大成就。特别应该指出，Навашин发现的双受精还在建立系统发育的体系上具有原则性的重要意义。

所有的多元发生的体系曾遭受到严重冲击。就象Гроссрейм院士所表示的，“双受精和所有与雌配子体发育有关的过程……无论如何，不能认为是多元发生的象征。从不同的祖先中，不可能两次或多次的产生双受精；所有与双受精有关的综合现象，只能在某一类裸子植物中，而且在一定时期内只出现一次。

假若我们在总结时，回顾一下有关显花植物受精问题发展的前进过程，则看到，在近80年中，不同的学者进行了巨大的和艰苦的工作，表现在这方面的许多研究上。同时，能给所积累资料带来系统性，明确性，并能启发从新的方面着手进行以后的研究的主要标幟，是由我们祖国的自然学者，就是Горожанкин, Навашин, 米丘林和李森科所树立。每个顺序的阶段都扩大了需要解决问题的范围。结果，植物有性过程问题获得了新的，更深入的理论目标，它给实践开辟了新的远景。

第五章 胚胎发育

有关被子植物胚从合子的形成和发育的章节,涉及到发育,就是说,不只表现在它的形状上,而且表现在它与周围环境的关系的一系列的质变上。

应该指出,在彼此相距很远科的被子植物代表中,可以遇到相同的胚形成方式,同时,在同一个属中,可能存在不同的方式。

胚的发育共有6种方式: Piperaceae式, Onagraceae式, Asteraceae式, Caryophyllaceae式, Solanaceae和Chenopodiaceae式。

这种划分是以外部性状为根据的,就是以胚的分裂细胞之间形成隔膜的顺序和它们相互之间的方位为依据的。下面列举双分枝鉴定法,以便简短的说明这些方式。

I、合子以纵隔膜分为两个细胞,胡椒科式(Piperaceae)。

II、合子以横隔膜方式分为两个细胞(二细胞胚,朝向珠孔的一个,称为基部细胞,而另一个称为顶端细胞)。

A、细胞第二次分裂时,顶端细胞以纵隔膜分裂。

1.基部细胞完全不参加,或只在很少程度上参加胚胎体躯的建成。柳叶菜(Onagraceae)或十字花科(Cruciferae)。

2.基部细胞和顶端细胞多少在同样程度上参加胚胎体躯的建成,紫菀(Asteraceae)。

B、细胞第二次分裂时,顶端细胞以横隔膜分裂。

1.基部细胞在胚胎体躯建成中,不起重要作用。

a)基部细胞以后不分裂,而变成大的胚柄细胞(假若胚柄有2个或更多的细胞,则其他的是来自顶端细胞)。石竹科(Caryophyllaceae)

б)基部细胞普通形成由2个或更多细胞组成的胚柄。茄科(Solanaceae)

2.基部细胞或多或少的参加胚胎体躯的建成。藜科(Chenopodiaceae)。

每种方式中还具有2个或更多的亚类型。如:柳叶菜科式,也就是十字花科式,无论是在单子叶或双子叶植物下列科的属中都可遇到这种方式的不同变异: Scrophulariaceae (玄参科), Ranunculaceae (毛茛科), Lythraceae (千屈菜科), Euphorbiaceae (大戟科), Labiatae (唇形花科), Rutaceae (芸香科), Leguminosae (豆科), Liliaceae (百合科), Juncaceae (灯心草科)等。

从胚发育归纳出的,公认的人为规律得出,单子叶植物不能准确的与双子叶植物分开;第二次分裂时,单子叶植物 *Lilium parryi* 的原胚分裂与双子叶植物 *Codetia amoena* 的原胚完全相似,就是说,这两个种都同属于一个主要胚胎发生方式。同时,双子叶植物胚

在个体发育中，子叶生长区的两个生长点，对胚轴来说，是处于对称的位置，单子叶植物上没有这种一致的形成果，单子叶植物唯一的子叶准确地产生在胚轴上，因为没有另一个对称的生长点。单子叶植物上，不发生第二个生长点退化现象，它们上面从来就没发生过第二个生长点。

某些双子叶植物的假单子叶性，是由于自己一个子叶早期死掉了，在胚发育较早的阶段可以发现它的痕迹。

除了Piperaceae科所特有的方式以外，合子的第一次分裂导致形成两个细胞的原胚体。朝向珠孔的细胞，已指出，称为基部细胞，并且产生胚的胚柄原始体，而且部分地参加形成初生根的生长点；另一个细胞，朝向胚囊中心的顶端细胞，产生胚茎芽原始体，胚本身的体躯和根的一部分。

受精和合子分裂之间，有某些停息。一般，胚乳第一个核的分裂比合子分裂要早。但是被子植物不同代表上，这种停息的时间不等。一般的小麦上少于一昼夜，山烟，将近2昼夜，菊科上，例如蒲公英，橡胶草，停息时间以几小时计。而另一些植物上，相反地，卵细胞受精和合子第一次分裂之间有相当长的时间；就象上面所指出的瞬寄生

(*Viscum album*)，是两个月，而秋水仙甚至是4—5月，因为这个植物的受精是秋天进行的，而合子分裂是在冬眠之后的春天。

成熟的种子，根据它们的形态，有主要器官分化很清楚的和未分化的，第一类在成熟时已经形成一个或两个子叶。被子植物个别代表上，子叶可以完全生长在一起，例如仙人掌，或部分的生长在一起，如马栗。有时子叶发育不相等，如在四角菱上，一个比另一个大得多。

胚胎发育中，细胞正常分裂的顺序和胚胎器官形成的程序，可以从荠胚发育的绘图中看到。种子里空间的有限性，使许多植物子叶产生折叠，如在蕎麦上，或者产生弯曲，如十字花科上的子叶，这种规律性与种有关，因此这个特征可以用在属的分类上。

胚中各部分的比例也有一些变异。例如，蝶形花科的菜豆，子叶是很大的，并且是肉质的，占有胚体躯的大部分；相反地，虎耳草和其他植物的子叶很短小。蓖麻的种子保存有大量的胚乳，胚的子叶与种子表面体积相等，薄得象一张纸一样。梓莴(*Ficaria verna*)的一

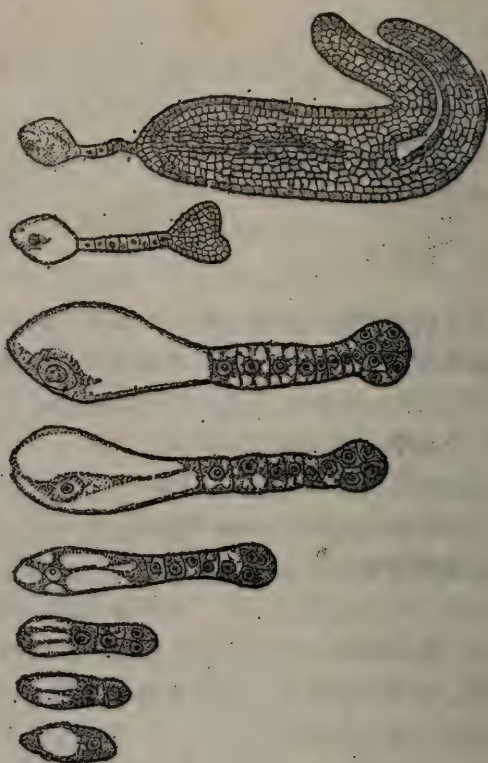


图25 荠 *Capsella bursa-pastoris* 胚的发育 (根据R. Soueiges和M. Schaffner)。胚柄上部细胞逐渐增大，在胚形成结束时，开始脱落。

个种子发育不完全。顺便指出，某些植物的成熟种子中，胚还保留着叶绿素，如在槲寄生，天竺葵，枫树及其他植物上所看到的；许多植物的胚在成熟时，失去了初期所有的绿色。在不分化的胚体躯上也看到叶绿素，如热带兰 *Dendrobium glumaceum*。

单子叶植物中，禾本科占有特殊位置，它形成独特的，构造相当复杂的胚。它们的原胎体由两个细胞组成——顶端的和基部的，第二次分裂后，产生分为三层的细胞群，顶端细胞的一端并列着两个细胞，而在基部细胞一端各一个细胞，互相重叠起来。在8个细胞的阶段顶端细胞的一层有四个成正方形的细胞，它的上面一层中有两个细胞，以后在基部细胞的两层中各有一个细胞。上述四层的每一层，按一定的顺序，经过一系列的分裂，结果形成了禾本科胚的所有器官。从顶端层中形成子叶和幼芽鞘的上部分，从第二层，朝向基部细胞——珠孔方向的一层中，形成胚轴，茎的生长点，根尖心柱原和皮层原的原始细胞；第三层产生根冠，胚根鞘和外胚叶，就是某些人看作为第二个子叶原的形成物，它在禾本科上不是经常可以看到的，最后，第四层导致产生胚柄。这就是禾本科胚形成的组织学图式。

当禾本科的胚，例如小麦，逐渐成为多细胞的时候，它失去了自己的梨形，成为不对称的，并且它的旁壁上形成茎生长点，被出现的幼芽鞘棱所包围着。幼芽鞘的边缘相当快的在生长点上面相吻合，以前所存在的孔痕迹一点也没有了。与此同时，外胚叶棱，假若在这个属中存在时，就转变为由少量细胞所组成的突起。

某些被子植物代表的成熟种子中，胚停留在未分化的小颗粒状态；不多的兰科和鹿蹄草科种的胚就属这类，卵圆对叶兰 (*Listera ovata*) 的胚是没有任何分化的，数量不多一群细胞，并且具有卵形，没有胚柄的任何征状。另一些兰科植物上，没分化的胚体中可以看到只有一个细胞的胚柄。许多寄生植物，例如在列当，水晶兰 (*Monotropa hypopithys*) (鹿蹄草科) 上，也可以看到发育不完全的胚；这些生物学特性证明，此类胚是次生的，是由于退化的结果。这种胚的细胞数目可以减少到3—4个，就象在热带植物 *Burmanniaceae* 科中的种上所看到的。

一般种子成熟时，它们的胚已发育完全了，个别情况下，如在紫堇 (*Corydalis cava*) 中种子脱落时，胚还没分化，而在脱落的种子中还继续发育，结果，其中产生胚根，胚轴部分和子叶。

胚体躯，包括胚柄，看来是用自己所有的表面吸收养料。这种假设是这样得出的，就是胚囊上部，胚的周围有一群浸在相当浓的细胞质中的胚乳核。许多种上，胚乳由核的状态转



图26 供给胚营养的胚柄的适应形式 (根据 J. Mauritzon, L. Guignard 和 B. Swamy)

a—酸景天 (*Sedum acre*)。上部的细胞变成了吸器，它伸入胚珠的邻近细胞中去；b—狭叶山豆 (*Lathyrus angustifolius*)。胚柄是由很大的多核细胞组成；c—二色兰 (建兰) (*Cymbidium bicolor*)。胚的胚柄细胞是伸长的，并且是连在一起的。

向细胞状态，是在胚囊的珠孔部分进行的。

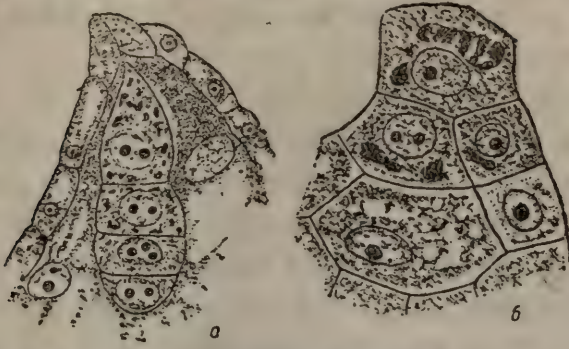


图27 胚柄细胞中的后含物

(根据Я. С. Модилевский)

- a—*Nicotiana Bigelovii* 的四细胞的胚。胚柄细胞中有大量的后含物。
 б—*Nicotiana disualovii* 与 *N. paniculata* 种间杂种胚柄细胞中的后含物。

的表面积增加了，如在兰科 *Phajus grandiflorus* 上所碰到的。另一些兰科的种，例如 *Phalaenopsis grandiflora* 的胚柄。基部细胞形成一些吸收突起。车叶草 (*Asperula azurea*) 的胚柄，形成由细胞起源的许多突起，伸入到胚周围的胚乳中去。豆科植物 (*Leguminose*) 胚柄的适应是多样的，它们的胚柄由几个很大的细胞组成，比有许多小细胞的胚本身躯还要大许多倍。羊駝草 (*Ononis hircina*)，狭叶山黧豆 (*Orobus angustifolius*)，可以作为具有这种胚的例子，它们的胚柄由四个很大的，含有许多核的细胞组成。

四角菱 (*Trapa natans*) 胚柄具有另一种完全不寻常的特性，在那里，它过分的长度，为了使它在胚囊中能容纳得下，而形成许多折叠。

除了说明胚柄在胚的营养中有巨大作用的形态特征以外，还有其他的特征。在 *Nicotiana* 属的种上，例如在烟草和山烟上，还在胚的发育最初阶段，胚柄细胞质中就可以看到大量的后含物颗粒，这是胚细胞（包括靠近胚柄的细胞在内）中完全没有的。有时这些颗粒的大小可以超过核的体积。

应指出，双受精之后，当成熟的种子中最后没有胚乳时，胚乳还是形成的，因为在这种

但是一系列的事实提供了这样设想的根据，就是胚柄在胚的营养中起重要作用。不同科植物上，在最简单的情况下，珠柄的基部细胞显著地在体积上比邻近细胞增大。它的核同样地增大，液胞也变得相当大。无疑地，这样大的胚柄基部细胞有利于使营养物质进入胚。这种细胞在个别种上，例如在砂粒荨麻，在薺上很清楚。

某些情况下，胚柄具有吸器的性质。第一个复杂化在于，基部细胞除了体积增加以外，还具有弯曲的外形，这就使自己吸收

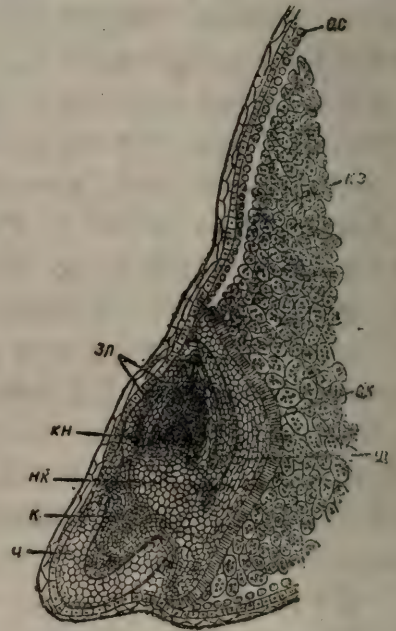


图28 小麦胚及其邻近部分的縱切面 (根据Варминг)

к—胚根, ц—根冠, ш—盾状体, 胚的子叶, зл—芽的叶原体, кн—生长锥, нк—生胚轴, ас—糊粉层, ко—胚乳的含淀粉部分。

情况下，它被发育中的胚完全利用了。

种子中没有胚乳时，就象豆科植物 (Leguminose) 所特有的，胚细胞中，主要是在子叶中，累积以糊粉粒，淀粉粒和脂肪等形式出现的后含物。另一些情况下，当种子中还保留有胚乳的痕迹时，主要的营养物质也还是集中在胚的子叶中，例如亚麻。甚至于当胚乳是巨大的形成物时，它的细胞中充满了后含物，例如在禾本科上，但是胚器官的细胞中仍然充满了大量的糊粉粒和其他的后含物。只有胚根和茎生长点分生组织很有限的区域是例外，它们的细胞只充满了浓的细胞质。后含物的性质，形状和形成的时间对于该科和属的种来说，多少是相同的，然而在某些代表上也可以具有比较特殊的性质。

研究植物胚和胚乳的形成特点，具有一定的理论和实践意义。与此有关的，为了补充以前叙述的形态特征，下面列举小麦胚和胚乳发育速度的简短资料。完全可以理解，下面所引用的资料，由于当年和当地的天气和气候条件的不同，可能有些变化。为了更好的说明，列举在冬麦上的观察。

当禾本科胚已经变成多细胞的时候，相当多的细胞用来形成盾状体，在后者的基部形成棱；在这种不高的棱深处，产生茎生长点。棱连接在一起，很快地将生长点复盖住，并且在它上面吻合起来，顶端只留下一个小孔，小孔也很快的长合起来。禾本科幼胚的这个形成物，如上面所指出的，称为幼芽鞘，并且是完整的，处在腔中的生长点产生初生胚叶原始体。

多细胞的胚中，在生长点下面，由内部形成初生胚根和它的根冠。围绕在胚根周围的细胞形成胚根鞘。最后，在幼芽鞘下面，在胚的同一侧，形成由不多数细胞组成的，并且以小突起形式，超出胚体躯表面之上的外胚叶形成物。胚逐渐发育中，在它的茎芽里形成新的幼叶，例如玉米有 5—7 个。关于禾本科胚发育更详细的资料，可以在带有解剖学性质的工作中找到 (М.С. Яковлев “作为分类学性状的禾本科胚乳和胚的构造”)。

测定胚发育阶段的长顿时，要从人工授粉开始，计算到该发育阶段到来的时期 (Я.С. Модилевский 和 Р.А. Бейлис 的工作)。

授粉后，最初几天中，胚乳进行最初的分裂；大约经过两昼夜产生两个细胞的胚。在第四天上，胚是由 6—8 个细胞组成的。经过 6 昼夜后，形成多细胞的胚，它在沿轴长度的一排中有 15 个细胞。经过 11 昼夜，出现生长锥突起仍然是开放的幼芽鞘和棱。到 15 天时，胚具有所有的器官：盾状体，生长锥，第一对幼叶，幼芽鞘和一个带有胚根鞘的胚根，而在某些禾本科上，还有外胚叶。经过 18 天，胚的盾状体中可看到有立方体形状细胞的表皮层。到这时，胚乳周围区分出糊粉层细胞。盾状体的薄壁细胞和其他器官的组织中细胞液泡化，并且个别情况下，第 19 天时，在液泡中已经出现各种形式的后含物。

30 天的胚中：后含物质还继续累积。胚的所有器官中，它们的含量有多有少。盾状体和外胚叶中很多，胚根鞘，根冠和根尖中少些。幼芽鞘和叶基部后含物很多，而在生长锥下面含量不很多。

糊粉层细胞体积增加；其中糊粉粒也增长，并且其中的组成的成分变成很容易区分的了。

收获的后熟期中，胚细胞中没有甚么新东西产生。

曾尝试根据正形成的胚细胞分裂顺序的详细描述，来阐明被子植物胚发育的规律性。在这方面 Soueges 的研究是特别广泛的。但是本质上，问题是关于许多变异的分类，说明正形

成的胚中，细胞形成的顺序性和方位的。胚形态分化的肤浅性导致产生这种情况，一些在分类学上很远的类型，细胞分裂的顺序和性质可能是相同的，而相反地，很相近的类中，却是不同的。因此这类资料在系统发育上的价值是有限的。

胚发育的这种描述只是根据形态——解剖的资料，并且与胚乳，种子的发育割裂开来理解，也不与母本植株相联系。因此下面一章中，试以胚在自己发育过程中质变的观点来分析胚胎发育。



图29 Українка 品种小麦胚的发育
(根据Я.С.Модилевский和Р.А.Бейлис)
а, б, в—发育早期; г—形成生长点的胚。

第 六 章

胚乳和它在胚，种子以及果实发育中的意义

从上面各章的资料中得出，以两个性行组成的双受精，产生两个新形成物，并且从自己形成的开始，彼此就在形态上有巨大的区别，在以后的发育过程中，具有完全不同的命运，并且执行不同的功能。

受精卵通过合子和分化的胚产生下一代新个体的开始；胚在保证种的生存上具有主导作用。正常的受精作用下，由于两个配子的结合，胚是协调的形成物，特别是它独有的核特性，它的绝大多数细胞一般（但不是永远地）是二倍体的。

胚乳就是另一回事了。第二个精子与极核结合时，胚囊的中央细胞中产生具有不同数量染色体的胚乳核，在各种被子植物代表上，由于种的不同而发生变化。柳叶菜科（*Onagraceae*）的是二倍体的，绝大多数被子植物的胚乳是三倍体的；但是也知道，某些植物的染色体数目增加到5倍（大戟科和百合科属的个别种），到7倍（在 *Gunneraceae*）并且甚至到15倍（胡椒科的代表）。换句话说，胚乳是组织中最明显的例子，它能够执行其特有功能，而与组成其核的染色体数量无关。与胚胎发育中形成完整个体的胚相反，胚乳不具有一定的，清楚的形状，然而它能够按照自己的方式分化。但是胚乳在给胚发育创造它所需要的相应条件上，具有重要的辅助功能，因此胚才能正常的成熟，并且在一定程度上，其影响种子和果实形成的功能才能正常进行。

从合子产生到成熟胚形成的一段时期内，胚乳的作用是多方面的，并且从生物学观点上来看也是重要的，我们将会看到这点。同时，由于胚、胚乳、胚珠和子房相互之间的影响，胚乳本身无论在形态上，或是在生理上也经受一些变化。在自己存在的初期，胚乳继续发育分化，看来还执行对胚的同时发育和胚珠逐渐转变为种子，子房转变为果实所必须的一些复杂的化学功能。在第二个时期里，特别是在它所养育的胚的影响下，胚乳开始退化，或者是胚乳的功能改变，它的组织转变为象营养物质的贮藏地一样，这些养料是胚萌发和过渡到独立生活所必需的。这样，胚乳是母体植株（在它上面长成果实和种子）与胚囊中发育的胚之间插入的一个环节，或是中间者。

可以用受精一章中的例子来说明受精时和以后的阶段中，胚囊中的许多过程是如何地细微和协调。这里谈到的是狭叶柳叶菜和拉马克月见草。后者卵器的不存在或构造的不正常，使得进入胚囊的花粉管不能开放，并且不把自己的内含物注入胚囊中。

所列举的例子和一些其他的资料证明，胚囊是一个具有细微分化功能的形成物。无论如

何退化，它也不单单是年幼胚的存在环境，而还能给胚的形成，发育和直到过渡到独立生活为止的进一步生存，提供相应的条件。因此，胚囊（主要是通过它的胚乳）具有多方面的功能。

不只是以后所引用的，称为体质不孕的观察有利于这种观点，而且一系列实验资料的结果也说明了这一点。

从形态的观点上来看，胚乳的发育可分为三种主要类型。第一种称为核型。这种胚乳形成类型是，由极核和精子所形成的胚乳初生核，以很快的重复分裂方式形成一系列的核，它们处于沿胚囊壁边缘的薄薄的一层细胞质中。胚囊的中央部分被大液胞占据着。

被子植物的代表中，非同时形成核间隔膜的胚乳核，分裂的时间长短不同。因此，某些植物上胞质分裂以前形成大量的核，其数量可以超过一千个，如石子柏，榎树，或者胞质分裂开始很早，如在马利筋（*Asclepios*）上，最后，胚乳核之间可能完全形成隔膜，就如在金莲花（*Tropaeolum*）上。在这些极端的范围内，可以看到各种过渡现象。

同一胚囊的所有核中，分裂过程进行得十分协调，胚囊整个的长度中可以看到布满了纺锤体，只有分裂中期，后期和末期阶段才表示出过程开始的趋势是沿胚囊轴进行，而且大部分是由合点一端向珠孔部份进行。核状胚乳，由胚囊的周边朝向中心时，逐渐转变为细胞状态的情况也是常见的，如在我们的谷类作物上就经常看到。

应该估计到，使胚乳核之间产生隔膜的胞质分裂，时常不与胚乳核的分裂相吻合。核之间，在各个方向上所形成的成膜体中产生细胞板；也有其他没有详细研究过的形成隔膜的方式。某些植物上，例如紫堇（*Corydalis*），不是在所有核之间都形成成膜体；于是就产生了含有几个核的胚乳细胞，胞质分裂可以朝向合点一方向基地分布，就象在玉米上所见到的（*Zea mays*）。另一个情况下，核胚乳只在胚囊的周边转变为细胞形态的胚乳，并且在胚囊中央部分继续以核形式的存在（胡桃—*Juglans regia*）。

胚囊和其中发育的胚乳同时在体积上增长，它的增长是靠吸收邻近的胚珠组织。在珠孔区域围绕胚的以及在合点反足细胞区域具有核的胚乳，其细胞质累积得很浓，这是经常的现象，看来，这与胚乳的功能有关。

核型胚乳的发育中，以及在它进一步转向细胞形式时，存在着多种不同的变异，这些变异并没有任何特殊意义。只有一种在不同科的代表上经常迁到，有些值得注意。当大量的胚乳核逐渐产生时，这些核之间由于分化而出现区别。但是整个胚囊腔中，在核仁数目有限的情况下，核还保留着该物种所特有的大小，在胚乳的合点一端它们变得相当大，并且含有大的，明显液胞化的核仁。合点的核可能在自己体积上变得比其他的核大2—3倍，有时是10倍还多；同时，其中还时常看到浓缩块状染色质的累积和核仁数目的增多。这种胚乳核的分化，是一些被子植物在形成细胞隔膜以前所特有的（荨麻科，蕎麦以及其他的植物），这证明合点部分的胚乳在这个发育阶段已具备代谢功能。

第二种类型的胚乳称为细胞型的，其特点是在胚乳初生核分裂后，胚囊已经被分成为胚乳最初的两个细胞。以后每一次的核分裂都与胞质分裂同时进行，结果，从开始起在这些种上就发育成细胞型胚乳。这种发育类型是一些属和主要是合瓣花的科，如茄科，所特有的，在那里发育很弱的胚珠球心很快地被生长的胚囊吸收了。

细胞型胚乳在发育过程中，其细胞在大小和生长上的明显区别是经常出现的。某些较少

的情况下，它们向珠孔一方伸长，但经常是由于自己的生长而朝合点和珠柄伸长，这些细胞



图30 线叶百蕊草— (*Fhesium linifolium*) — (根据 Я. С. Мобдлевский)

a —— 从胚乳下部细胞发育成吸器的一般情景；b —— 变形虫状的吸器核，剧烈的增大了，在细胞质中大量的粒线体好象处于迴转的运动中。

具有伸长的管状或其他种独特形状；它们伸入胚珠上述部分的组织中执行吸收器官的功能，首先供给胚养料。这些形成物称为吸器，它广泛的分布在某些科中（玄参科，唇形花科，桑寄生科 (*Loranthaceae* 等)。

细胞型胚乳具有大量的多样性，因而使得不同种的胚囊经常在发育的早期就具有独特的性质。

大多数植物上，胚乳核最初分裂时隔膜的形成有一定的顺序性。如在烟草，山烟和其他茄科植物上，第一次和第二次分裂之后，隔膜在胚囊中是横向形成的，于是把后者分为四个相互重叠的细胞；五福花 (*Adoxa moschatellina*) 的初生隔膜一般是顺着胚囊的长度

而形成的，于是产生了四个沿轴伸长的胚乳细胞。

既然胚囊在胚乳初生核分裂时是个具有大液胞和有限数量细胞质的大细胞，则最初的胚乳细胞同样地是很大的，明显液胞化的，并且含有有限数量的细胞质。但是后者对形成成膜体和新的隔膜是足够的了。极特殊的情况下，特别是在杂种小麦 *Triticum fungicidum* 上，曾看到下列现象。这个植物的同一个年幼颖果中，胚乳细胞在大小上明显的产生区别。其中细胞质的数量也有很大变化，并与细胞大小无关。在具有极有限数量细胞质的最大细胞中，在胚乳核的分裂是与产生完成这种分裂的独特适应同时进行的。这种情况下，在分裂核的纺锤体周围或是分裂初期核的周围，有圆球形状出现的细胞质部分沉淀下来。个别细胞质球中有2—3个核的存在，证明在这些情况下核的分裂并不伴随着胚乳细胞的分裂，看来，由于在杂种细胞中细胞质数量有限，当细胞体积很大时，产生了对成膜体形成的不良条件。

在香蕉胚乳中也看到了类似的现象。在香蕉 (*Musa errans*) 中，个别胚乳核分裂得快些，而形成了带有几个被清楚的细胞质膜所包围的小岛。М. Ч. Худяк ①，提出了小麦胚乳中细胞质球产生



图31 风仙花——*Impatiens roylei* (根据 O. Dahlgren) 胚珠的上部，其中有巨大的吸器分枝，它是由胚乳上部细胞发育成的，并且生长得穿过了种孔。

注① Докл. АН УССР Т. 84 №1, 1952
и Бот. Жур. АН УССР Т. 9 №4, 1952

的新看法。

胚乳形成的第三种类型称为沼生植物式，因为它广泛地分布在沼生目 (*Helobiae*) 植物上，并且是核型与细胞型的中间类型；胚乳初生核分裂后就产生了两个细胞，其中珠孔的一个在体积上比合点的大许多倍。因为在上面的细胞中，核分裂时并不形成隔膜，则它就成为多核的了。

以后，就象核型胚乳一样，胚乳的珠孔核部分转变为细胞型胚乳；下部的细胞可能进一步不分裂，就象在景天科 (*Crassulaceae*) 上一样，并且变为吸器，或者进行一、二次分裂，结果产生多核细胞，同样地执行吸器的功能。有时合点细胞分裂数次，形成细胞型胚乳，以插入的形成物形式处于珠柄和胚乳珠孔主要部分之间，如在 *Nitella diphylla* (*Saxifragaceae* 科)。沼生胚乳也有许多其他变异，它们可归纳如下，一些细胞产生吸器原始体，另一些成为多核的；吸器可能具有不同形状，有时从珠孔中突出来，有时深深地伸入胚珠的各部分中去。

在双受精之后，两个精子相应地与卵细胞和极核的结合几乎同时进行，象在蕨草 (*Vale-riana*) 上或苦草 (*Vallisneria spiralis*) 上所看到的，合子和初生胚乳一致地开始分裂是较少的。一般，胚乳在自己的发育上走在胚的前面，当合子开始分裂时，胚囊中已经有某些胚乳核了，在小麦 (*Triticum vulgare*) 或苜蓿 (*Medicago sativa*) 上，它已有大约 8—10 个核。而相反地在樱草 (*Primula officinalis*) 上，只有胚乳核的数目超过一十时，受精卵才开始分裂。

把正常有性繁殖的橡胶草胚和胚乳的发育与单性生殖的普通蒲公英比较一下，就发现，这些种在胚乳和胚的相互关系上有区别。橡胶草胚乳的发育比胚的形成要快；在普通蒲公英上看不到类似的规律性。也曾发现极端的情况，如在一个胚囊中曾看到由 112 个细胞组成的胚，而那时胚乳只是由一个核组成的，在另一个胚囊中，胚乳含有 256 个细胞而卵细胞还未分裂。显然，由于无融合生殖的结果，正常的物质代谢改变得如此剧烈，使得胚与胚乳之间的相关关系破坏了。

在兰科和 *Podostemonaceae* (蔷薇目) 上，胚乳的形成或者是完全受到抑制 (在某些兰科植物上甚至精子与极核并不结合)，或者胚乳只限于几个核的阶段上。这些情况下，胚也很少发育，并且处于分化很弱的状态中。胚柄细胞经常是供给它营养的，执行吸器的功能。

在被子植物上，已指出，胚乳首先依靠吸收邻近的珠心和珠被细胞而很快地形成，胚囊同时也增长，然后胚的形成才开始比较活跃起来，伸入胚乳的组织中，并且吸收它。这个过程可以进行到底，那时胚乳就只剩下很少的痕迹，而胚细胞中养料的积累仍然继续进行，蝶形花科主要是在子叶中，或者胚乳保持为发达的组织，它的细胞充满了贮藏的养料，这是禾本科，蕎麦和许多其他植物上所特有的。

给胚的萌发提供养料的其他方式比较少见。在那里，养料不是积累在胚囊中，而是在它邻近的珠心细胞中，这些珠心在一些中心种子植物 (*Centrospermae*) 中是保留着的。这种类型的贮藏物称为外胚乳。例如，美人蕉 (*Canna humilis*) 的种子中，内胚乳和外胚乳同时都有，而且发芽时，内胚乳从外胚乳吸收养料并且把它们传给胚。

叙述胚乳对胚、种子和果实发育的影响问题以前，必需简短的谈一下远缘杂交中第一代

或是后几代形成时胚乳的行为。事实的观察资料可以帮助从理论和实践的观点来理解关于胚乳多方面重要意义的问题。

种间和属间杂交时，可以看到第一代的不孕性；也时常还在形成第一代时胚就死亡了，结果产生了不发芽的种子。为了找出这种现象的原因，曾进行了一系列胚胎学研究，它们证明，特别是杂交中胚乳在种子形成上具有重要意义，并且看来还具有复杂的性质。

如，比较软小麦和园锥小麦（*Triticum vulgare*和*T. turgidum*）正交和反交的结果时证明，在第一种情况下，得到了发芽的颖果，而在第二种情况下，所得的颖果很少发芽。以正反交时胚乳核中染色体数目的差别来解释这类事实的企图是毫无根据的。

从上几章所引用的有关授粉和受精的资料中，我们知道，花粉管的作用不只限于把配子带到胚囊中去，并且还把花粉管内含物注入其中，而对以后的胚胎过程产生一定的影响。完全可以理解，种间杂交和属间杂交时，彼此相距很远的亲本类型花粉管内含物的性质有显著的差别。

于是，由于正交或反交的不同，杂种胚乳的代谢性质就不一样，并且对胚乳本身的命运，并通过胚乳对胚也产生影响。因此胚和胚乳发育的差别不是决定于染色体的组合与数目，而是决定于雄配子与雌配子相互作用的生物学本性。

把雌蕊隔离，不授粉而避免受精，有时可以用实验的方法获得单性生殖的胚或者是胚乳。可以举出我们在山烟上的试验作为例子。这个植物胚囊中胚乳的单性发育是用刺伤子房的方法而引起的，那时，极核单独地分裂，有时是两个极核结合后分裂。试验是这样进行的，在山烟的子房上，用尖锐而细的镊子深深的刺入胎座的组织中，顺便也刺伤了小部分的胚珠。刺伤之后，由于刺伤部分的生长，子房就成了不对称的了。针刺区域的没受伤的胚珠和胚囊也比对照有显著的增大；用镊子尖所穿透孔道周围的胎座细胞也急剧分裂，形成与孔道方向平行的隔膜。

与针刺烟草子房同时产生的所有现象，无疑地证明，代谢上产生的改变可以引起胚乳形成的开始阶段，但是它还不足以刺激卵细胞的分裂。

Haberlandt的试验资料与所列举的试验资料也是相吻合的，他曾用刺伤或轻压月见草子房的方法获得不定胚，同时，也获得了具有单倍体核的单性生殖胚乳。

看来，胚囊就象许多专化的形成物一样，对引起代谢性质改变的各种作用，无论这作用是来自花粉管的内含物或是刺伤，都具有比较相同的反应（首先是表现在极核分裂的方式上）。

许多严格异花授粉作物所特有的自交不孕现象，一般是与自花授粉时花粉发芽不良和花粉管以后在花柱中的缓慢生长有关。黑麦的这种现象是知道的。但是更详细的细胞胚胎研究证明，除了上述因素以外，还有其他带有负性质（不正常）的胚胎过程。

曾确定，黑麦自交时，不只是结实的百分数很低，而且还看到年幼颖果的早期脱落现象要比异花授粉时高2—3倍。

自花授粉时也曾看到胚乳构造的破坏。后者的核常常具有不规则的形状，体积极大，具有许多核仁，同时还出现具有高密度内含物的十分小的核。此外，在那个颖果的胚乳中，还看到细胞胚乳的个别区域零散地处于自由核的地区中。换句话说，异花授粉植物自花授粉时，可看到与杂种胚乳上经常见到的相似病态性状。仅管染色体组合和它们的数目在两个异花授粉植株的配子中是完全符合的。这样，又一次使我们深信，看来在这种情况下，花粉

管的內含物对胚胎过程发生影响，而同一种或类型的不同个体，花粉管的內含物具有细微的差别。

关于胚乳的其他特性，还值得提起一点，就是它对外界条件的作用很敏感，然而是通过母体生物体。如，大麦胚囊中的胚乳在低温的作用下，6天中只分裂2—3次，而在30—35℃时，一天分裂8次。温度继续上升到40—45℃时，胚乳核的分裂完全停止；在这种温度下年幼的胚也死亡了。大麦胚及胚乳发育的最适温度是25—30℃。

禾本科的胚乳在解剖学上研究得较详细。在Александров, Александрова和 Яковлев ①详尽的研究工作中，可以找到相应的资料；这里我们只停留在一些评论上。

小麦的成熟颖果中，胚乳或是粉质的，或是玻璃质的。根据 Александров, 粉质的颖果含有大而圆的淀粉粒和相当多量的淀粉粒。在玻璃质的颖果中具有大的椭圆形淀粉粒，然而在体积上比粉质颖果的小；小颗粒比较少。

Александров更详细的研究了软小麦之后确定，它的颖果中含有两种形状的蛋白。在靠近糊粉层的细胞中，它是均一的小颗粒状结构，不产生面筋丝；胚乳内部的蛋白质，颗粒性较小，并且形成典型的粘面筋丝。

这些颖果中的淀粉也有两种形状。一种大的，卵圆的或是圆形的——是正常质体形成的，因此Александров称它为质体的。另一些淀粉粒很小，甚至于在细胞中为数很少时，也具有很小的轮廓，证明它们的这种形状不是由于彼此的挤压而产生的。这一类的淀粉粒，在它自己的发生上，与小质体有关，这些小质体很象粒线体，因此，Александровы 称它为粒线体型的。根据他们的资料，粒线体型的淀粉是小麦属所有种以及Hordeae族所有一切代表所特有的。

其他植物的胚乳，可能在自己的细胞中含有另一些后含物。如，蓖麻中，除了大量的脂肪以外，还有非常多的复杂糊粉粒，是由基本物质，一个或多个球状体与蛋白晶体在一起组成的，禾本科胚乳糊粉层中糊粉粒的构造也与此相似。可以举出Гуннера (*Gunnera Ch. glensis*)作为另一个例子，在后者胚乳每一细胞的许多液胞中产生一个大蛋白晶体。在各种其他被子植物代表上，也迁到后含物质累积的另一些方式。例如，咖啡和枣椰子的种子中，以半纤维素形式累积的贮藏物质，堆积在胚乳细胞壁中。在这些情况下，细胞壁显著地增大，形成许多简单的大孔，这些孔的封闭膜上有胞间连丝穿过，关于禾本科胚乳糊粉层，则可以指出，它的细胞完全被小的复杂糊粉粒所充满，根据我们的观察，这些糊粉粒即含有球状体，也含有结晶体。

某些研究者把双受精过程认为是保证胚乳比胚珠体细胞在吸收进入胚珠养料上有一定优越性的适应。这种假定是由对苜蓿胚珠受精的观察得出的，苜蓿上自花授粉时胚珠的早死比异花授粉高五倍多。这种死亡是与内珠被细胞极强烈的活性有关，它使胚和胚乳饥饿。这种现象就象以前所指出的，称为体质不孕。看来，由异花授粉所产生的胚乳具有一定的优越性。它们表现在，这种胚乳在生理上与靠近胚囊正生长的母体珠心和珠被组织相比较，活性要更高些。结果，进入胚珠的有限营养物质中相当多的一部分流向胚乳。在相反的情况下，

① Бот. Жур. АН. СССР, 1935, 1937, 1940年; Труды по приклад. Ботаник, генет, и селекц, 1936年; Докл. АН. СССР, 1937, 1938, 1939. и 1940年; Труды Бот. ин-та Им. В. Л. Комарова, Серия 7, 1, 1950年。

营养物质的分布是朝向珠心或珠被，并且产生体质不孕。异花授粉下年幼的胚乳明显的发育。相反地，自花授粉对苜蓿胚乳核的分裂速度有抑制作用，某些情况下，分裂速度甚至会减低到胚生存的临界期。

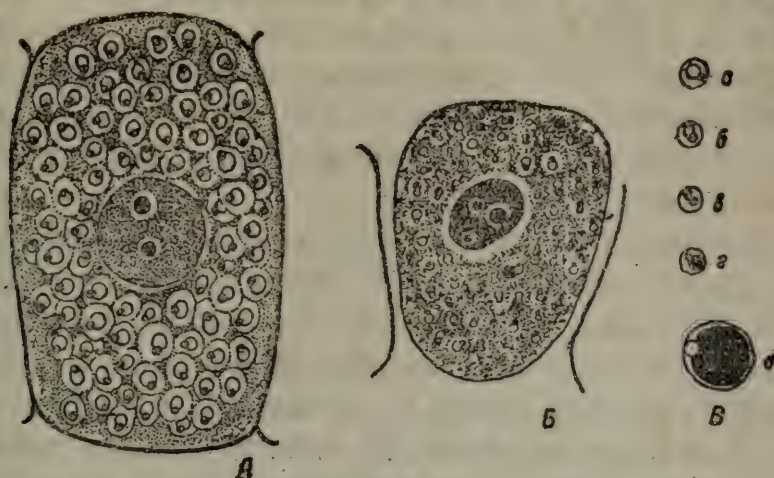


图32 小麦胚乳糊粉层的细胞（根据Я.С.Модилевский和Р.Я.Бейлис）

A—乌克兰卡品种小麦糊粉层细胞，带有复杂的糊粉粒，B—高尔德弗尔姆0802品种小麦糊粉层细胞。在糊粉粒中存在所有过渡形状——从具有小结晶体的颗粒和大球体一直到具有大晶体和小球体的颗粒。B—糊粉粒中晶体和球体大小比较简图：a—乌克兰卡小麦，b—г—高尔德弗尔姆0802小麦和ж—苜蓿（在同样放大下绘制的）

某些种间杂交中，可以具有正常的授粉和受精作用。在这些情况下，不孕是与胚囊系统中正常代谢以及胚囊与胚珠之间的代谢破坏有关。

可以举出曼陀罗的某些种间杂交结果作为例子，在那里，与胚形成的同时（那时胚已成为圆形）胚乳开始分解，并且内珠被的内层也强烈分裂。当胚乳消失时，这个体积很大的新形成物伸入胚囊。虽然胚在胚乳消失之后还保留一段时间，但继续的分裂停止了。结果年幼的种子大约经过两星期就死了。

假若及时的把曼陀罗的胚取出来，以后，在人工条件下用适合的培养基培养，某些情况下它还是可以生存的。把用同一个种的花粉正常授粉条件下发育的胚珠，与杂交所产生的在胚囊腔中有肿瘤一样东西的胚珠作比较，可以确信，这些不同胚珠的物质代谢具有多么不同的性质，显微化学的分析发现以淀粉，脂肪和糊粉粒形式存在的营养物质的分布和累积是不同的。特别是受精经过三星期以后，正常的胚珠中只有种皮外层含有淀粉，而脂肪和糊粉粒的大量累积只在胚囊中看到。病态的胚珠中，相反地，所有种皮细胞完全充满了淀粉，而在胚囊中脂肪的数量非常有限，糊粉粒完全没有。

假若所列举的苜蓿和曼陀罗的资料只是间接地证明，胚囊受精成分和它周围孢子体体躯组织之间代谢上的复杂联系时，则我们在韭菜（*Allium Odorum*）一个种上的试验资料十分明显地证明了胚、胚乳、种子和果实发育之间的紧密联系。

这个植物上，由于双受精的结果卵细胞产生正常的合子和胚乳，但是同时，由于这个植物所特有的多胚现象，一般，还由中间一个类卵细胞的反足细胞以无配子生殖方式多产生一

个胚，并且经常还从他反足细胞、助细胞，最后，从珠心细胞中形成不定胚。但是最后，在形成的种子中，一般只含有由卵细胞受精而发生的胚。

我们的试验是这样进行的，在花开放之前去掉雄蕊，割掉花柱，并且给所有花序带上隔离袋。在这些条件下，去雄而隔离的子房有些增大，但是大约在第10—12天开始黄化，萎缩和脱落。为了进行细胞胚胎学分析，把相应的材料每经过1—2天的间隔固定起来，发现了下列现象。从未经受精的卵细胞和中央反足细胞产生了胚，它们可以发育，达到多细胞状态，二个极核不结合而逐渐退化和被吸收。极核退化结束时胚珠和子房就开始退化，然而甚至在这个时期，胚中还可以看到细胞分裂的形象。

这样，就很显然地确定了胚乳在形成种子和果实上的作用。胚是存在的，并且去雄后也象正常受精时一样地发育，而胚乳却只能在受精之后发育，只有这时可以形成种子和果实；在相反的情况下，尽管还存在着能够继续发育的胚，而胚珠就死掉，并且子房也就脱落了。

假若我们回忆起，除了极少数的单性生殖以外，未经授粉和受精时花和它们的子房就发生脱落现象，则我们可以具有很大可能性认为，这个现象与其说是决定于胚的不存在，就象一般人认为那样，还不如说是因为胚乳的不存在。为因不同科的代表上，也曾有形成过有胚乳而没有胚的种子，例如禾本科植物。从以上的叙述同样可以得出，胚乳在胚、胚珠和子房之间的代谢过程上具有重要的中介者作用，而因此也是胚珠转变成种子和子房转变成果实的中介者。

种间杂交中，当形成第一代杂种胚的时候，在胚乳的行为上看到一些与正常不同的偏差，它们可以被利用来更深入的分析被子植物胚乳的作用和功能。下面引用我们所进行的山烟 (*Nicotiana rustica*) 和 *Nicotiana* 的其他种——*N. langsdorffii*——杂交时，胚发生和胚乳形成的某些细胞胚胎学资料作为证明。因为两个亲本彼此之间染色体数目不同（山烟单倍数等于24，而 *N. langsdorffii*—9），则可以用来作为比较受精过程中不同偏差以及由这些偏差所引起的在胚乳，胚和种子之间相互关系上产生变异的方便指标。

在这个杂交中，受精作用向三个方向进行：可能发生双受精，结果产生杂合的胚和杂合胚乳；可能只有极核受精，导致形成单性生殖的胚和杂合胚乳，或者在种子中只有一个杂合胚乳而完全没有胚，最后，可能只有卵细胞受精，这种情况下，有时可能形成杂合胚和单性生殖的胚乳。

由于受精的各种变异，胚囊中的组合就不同了，一方面，胚有时是杂合的，有时是单性生殖的，另一方面，胚乳也是以同样的方式产生的。

已经提到，不同于正常的一些偏差的发生，有助于从细胞胚胎学上分析胚，胚乳和种子在形成第一代杂种植株过程中的相互关系。相反地，同一植物类型个体正常结合的典型受精中所特有的胚胎过程的单一性，不能提供揭露结实时所进行综合过程所有复杂性的资料。

回过头来再谈山烟与 *Nicotiana langsdorffii* 杂交所获得的资料，已经谈到，根据受精的类型可以分三组。

杂交时，进行双受精的属于第一组。那时就产生杂合胚和杂合胚乳。后者以后可能发育成二种变异（原文为三组，可能是笔误——译者）。在第一种变异下，进行正常的双受精，并且具有它所独特的异质性，这表现在，合子是由卵细胞和精子细胞结合而产生的。同时还发生两个核的结合。胚乳的形成决定于胚囊中央细胞与第二个精子细胞的结合，是三个核的

结合,即,两个中央细胞的极核和精子核的结合。在这种有性过程的进程中,两个新形成物——无论是胚,还是胚乳,——最初发现都具有很快的分裂能力,但是既然它们两个是远缘杂交的产物,这分裂的能力也很快地开始消失,这些胚囊中的胚发育减慢,而在某些情况下,它就死掉了,胚乳的发育进行得也慢了,同时后含物质形成得有限。在这种变异下,种子形成的不够饱满并且很小。

在第二种双受精的变异中,胚囊里中央细胞中,只有一个极核与精子核结合。两个核以后平行分裂,产生具有不同核(33和24个染色体)的囊胚胚乳。这种囊胚杂合胚乳在功能上是不完善的,因此它很快地就停止了自己的发育而死亡。这个过程导致这种后果,就是胚(不管是杂合的,或是单性生殖的)在某些时间内还能够生长,它的细胞也还能分裂,但他失去了分化的能力。胚囊也停止了自己的生长;它变成了没有生活力的,而且胚囊有限的腔被胚所充满,呈现不规则的外形。结果产生小的,皱的,不能够发芽的种子。

山烟与 *Nicotiana Langsdorffii* 杂交中,当卵细胞没有受精,而只有极核受精时,属于胚胎过程的第二组变异的情况,属于这一组的有两种现象,在第一种里,卵细胞以单性生殖的方式十分正常的发育成胚;胚乳也发育得很好;结果形成正常发芽的种子,而且它们产生发育良好的单倍体植株。

第二组胚胎过程中的第二种现象是最值得注意的。由于没能受精,某些情况下,卵细胞就死掉,并且根本不形成胚。但是由于极核受精的结果形成了胚乳,并且继续发育得很活跃。结果,产生在自己体积上超过正常的(含有胚的)种子;这些种子全部或有时是部分地充满了胚乳,其中心形成液泡。无胚种子的胚乳和正常种子胚乳的区别,在于其中后含物质堆积得不平衡。某些区域的细胞致密的充满了后含物,而在另一些细胞中完全没有后含物,最后,第三个区域成为中间状态的。从一个区域到另一个转变是急剧的,没有渐进性。看来,这种无胚种子胚乳的独特构造是由于缺少胚,显然,在这种胚囊中代谢的性质也就改变了。

最后,由于卵细胞受精的结果,只产生杂合胚,而胚乳是单性生殖产生的,它很快地死掉;结果种子不能形成。

这样,只有由单性生殖并正常发育的胚和杂合胚乳所产生的种子才是发芽的,饱满的,具有正常大小的。小的、半皱形的、发芽不良的种子是因为它们含有发育不良的杂合胚和发育不良的杂合胚乳。不发芽的、非常小的种子含有杂合的未分化的胚而缺少胚乳;大的、超过正常的、饱满的、不发芽的种子只含有杂合胚乳而没有胚。

与所列举山烟和 *Nicotiana Langsdorffii* 杂交结果中所发现胚胎现象的同时,即,最后在胚囊中或是只剩下一个胚而没有胚乳,或是只留下一个胚乳而没有胚的那些情况下,还存在另一些胚和胚乳状态上的独特细节。没有胚的胚囊中,某些情况下,上部珠孔部分某些胚乳细胞可以转变为隔离的一群;那时它们就象不定胚了。相反地,在胚乳很早就已经退化了的胚囊中,上面已指出,胚失掉了分化的能力,并且不具有典型的形态特征。胚囊腔在体积上也很少增长,结果被胚的体躯所占据。后者的细胞逐渐被后含物所充满,这些后含物在正常条件下是应该在胚乳中累积的。结果这样的胚有些象胚乳组织。

根据山烟与 *Nicotiana Langsdorffii* 杂交中所列举的胚,胚乳和种子形成的资料,提出

了一些假设。当胚是单性生殖的而不是杂合的时候，则胚乳仅管是杂合起源的，但是发育好。换句话说，胚与胚乳之间的相互联系使得胚乳正常地执行自己的功能，结果形成正常的发芽种子。

假若胚完全不形成，则杂合胚乳就象在第一种情况下一样，保证种子的形成。但是缺少胚时不主要是由于过多的可塑性物质没有自然地出紫，而影响到胚乳的过分生长，同时也影响了可塑性物质在胚乳组织不同区域的不均匀分布，胚乳一般还执行自己正常的功能，但同时也看到发生次要偏差的倾向，这就间接地证明了胚的意义。

杂合胚和杂合胚乳存在时，它们在胚囊中的相互作用致使形成种子。但是由于远缘杂交的结果，所有成分，即胚、胚乳和种子发育都不完善。

假若单性生殖的胚在杂合胚乳存在下，可以达到正常的成熟度，则单性生殖的胚乳在杂合胚存在时很早就退化，并且使在某些时期内还能继续以细胞分裂生长的胚不能分化。

例举的事实证明，在胚囊的系统中，看来，在功能上胚的影响比胚乳要弱，至少是在后者发育的早期阶段是这样。

在一定条件下，没有胚并不阻碍形成具有胚乳的饱满种子，而没有胚乳时胚和种子却不能发育的情况，肯定地证明胚乳特殊的重要功能，这种功能在胚囊系统中只有胚乳才有。

最后，单性生殖产生的胚乳退化之后，杂合胚“仿造”胚乳组织的事实和杂合胚乳在珠孔区域分出类似假胚的趋势证明，胚囊和胚珠是独特的，在功能方面相当复杂的系统，在正常条件下，胚、胚乳和种子的协调发育是它的特点。

在进行分析所叙述的试验之前，我们已看到，这些试验是在这个或那个植物有机体自然的个体发育条件下进行的，我们必须大略地提一下，把胚从母体植株上隔离下来在人工条件下培养的研究。这类研究的方法与把植物组织用相应的培养基栽培的方法是一样的。

类似的试验可以分为这样的一些，当用隔离的方法使杂合的或是非杂合的胚摆脱了自己胚乳的影响，并且培育在人工或其他培养基中，当只涉及到禾本科的胚时，还可以培育在属于另一个品种，另一个类型（春性，冬性），同一属的另一个种，最后，另一个属的不同种的胚乳上。有一些研究是想要克服杂种种子的不萌发性。

一般，远缘杂交时获得很皱的种子，或者完全不能发芽，或者发芽率有限。产生了这样的想法，是否妨碍从这些种子培育出植株的原因不只是的杂合性，而且还有某些其他因素。

发现，把黑龙葵与黄龙葵(*Solanum nigrum* X *S. luteum*)杂交的杂种种子，种植在用具克诺普溶液浸湿的滤纸上，并且预先把种皮剥去，经过10—14天曾获得幼苗；其中某些曾具有发育成成年植株的能力。

从这类试验中，我们再讨论涉及到禾本科杂交的情况。曾把大麦与黑麦(*Hordeum jubatum* X *Secale cereale*)杂交。发育中的颖果一般在受精后12天就停止了自己的生长，并且不产生具有生活力的胚。当颖果死亡之前把胚从颖果中取出，以后培育在人工培养基中，则在其中某些上面出现了象愈合组织一样的形成物；有一次，这种胚发育成了成年植株。

用上面例举的方法，在从曼陀罗的杂种培育出植株的工作中获得某些成就，同样地在某些时常从未腐烂的果实中得不到幼苗的甜樱桃、桃、李子等，某些品种上，也获得了某些成功。看来，相当多植物所特有的种子长休眠期，是与胚周围组织中存在的物质总体有关，有它存在时发芽就不能进行。在这种情况下，为了消除长的休眠期，采用把胚从周围组织中

隔离下来，并且以后在人工培养基中培育的方法是成功的。鳶尾就可以作为例子。它的种子播在土中三年以后才发芽。但是只要把胚从种子中取出，并且选用对它适合的培养基，经过几天就可以出现幼芽。假若从鳶尾种子中取胚时，上面只要是带有极少部分的胚乳，则生长就受到抑制。曼陀罗属(*Datura ceratocaula*) 中一个种的种子发芽率只有0.1%，从其中取出的胚却都是能发芽的。

这种情况下，所引用的后几个例子十分鲜明的显示出无论是杂种，或是普通种子胚乳活跃的生物作用。显然，种子形成过程中，进入胚乳组成成分的物质总体具有抑制种子正常发芽的性质，例如在鳶尾上。

根据米丘林学说原理所进行的，一开始就把胚转放到与正常不同的条件下，培育成植株，以揭露其生物学规律的工作占有特别的地位。禾本科的胚具有最大的可能性，很容易适应于移植在禾本科其他代表的胚乳上。

这些试验无疑的证明，这种或那种类型胚乳的专有特性。这些胚乳成了胚的独特砧木，由于在别的胚乳上吸取异常营养的结果，致使在产生的植株上出现形态上和生理上的新性状。

这些试验的资料证明，可以用预先把一种成分移植到对方胚乳上的方法，获得不同属的两个种的杂交。可以举出Писарев用野麦(*Elymus arenarius*) 与小麦杂交的试验作例子，在试验中，用类似的移植方法克服了这两个种的不杂交性。

Шук把春麦留切斯森斯⁶²的胚移植到春黑麦胚乳上的试验，说明了这些情况下，在被培育的植株和它们的后代中进行着多么深刻的变化。这种被养育的下一代小麦植株颖果，除了具有新的不同特征以外，在生化上也有区别；例如，它们的胚乳获得了新的性状，特别是表现在出现黑麦所特有的碳水化合物三聚果糖(?) Трифруктозан上。生物体在这些情况下改组得这样深刻，以致于显著地使小麦与黑麦的杂交变得容易了，结果，结实的百分率提高了，甚至于在另一种胚乳的一次作用下，有时就足够使移植过的胚所长出的植物有机体本性有重要改变；因此，自然地，产生了这样假设，就是，至少在禾本科上胚乳的作用很强烈，并且能促使被移植的胚产生性质上明显的新分化。

胚的高度可塑性并不是所遇到现象中的最后一个，特别是原始分生组织，它的生长点，也容易受到另一种胚乳的最初影响。尽管在盾状体、胚根鞘、胚茎和胚本身的其他器官中有大量合乎它本性的后含物质，无论如何，在胚乳的影响下胚经受到巨大的生物学，特别是生物化学的改建。

与阐明胚乳的作用和意义有关的资料中，还必需提出被称为后生直感(异粉性)的现象来。后者是由某些杂交资料中得出的，一般与授粉过程有关。已知，这个现象是这样的，在杂种第一代上，父本类型的性状影响到了果实的形成，例如，影响到在起源上是属于母体孢子体的组织。这个特性的表现可以向不同方向发展。

例如，И.В.米丘林曾观察到用西瓜花粉给甜瓜授粉时，产生的果壁是由两种成分组成的，就是：由硬的，光滑的，深绿色典型西瓜部分和由象甜瓜一样的黄色，软的衬垫部分组成。玉米可以作为另一个例子，玉米的同一个果穗上，就是说在同样条件下可以看到甜玉米和非甜玉米颖果在果皮硬度上的区别。果皮的硬度是以针刺穿果皮时所需要的重力来测定的。试验证明，非甜玉米果实需要75克重力，而甜玉米的果实—54克。

根据米丘林的资料，花粉对果皮的影响是不同的。当用开过两次花的玫瑰花粉给皱玫瑰授粉时，后者膨大的花托失去了燕青的形状，而呈现长园形。当用安东诺夫卡（Антоновка）苹果花粉给尼德兹维次基（Нидзевский）梨授粉时，后者的果实从红色变成了粉红色的。异缘花粉有时可以影响果实的成熟。米丘林在一种情况下，用本株的花粉，而在另一种情况下，用布瑞冬季米丘林梨给杂种马尔果尔日阿特卡（Малгоржатка）梨授粉。由异缘花粉授粉产生的果实比用自己花粉授粉形成的果晚了两个星期。

所引用的例子证明，后生直感可以改变果壁的解剖特征。但是也可以使生理本性发生改变。白櫟树（*Quercus alba*）的果实比柞櫟（*Q. robur*）的成熟要早，当用后者的花粉给白櫟树授粉时，*Q. alba*的果实成熟期发生一定的延迟。因此，*Q. robur*的晚熟性通过它的花粉，在形成第一代时，影响了母体植株的果实。

某些枣椰子品种杂交时，曾看到下列情况。当用著名的莫克（Mock）品种花粉给一定品种授粉时，则其果实的重量和种子的重量，分别比该母本与另一个称为法尔德（Фарл）品种杂交时高9.5%和58.9%。

假若我们考虑到上面列举的观察和试验中，胚乳影响的所有多样性，则可以相当可靠地提出假设，即，除了生长的花粉管直接地，导致母体组织物质代谢改变的短时间作用以外，胚乳在产生后生直感性上的作用也不小。它的后作用是更长期的，在形成果实的解剖和生理特性上的实际作用应该也很大。

转向有关胚乳意义和多方面功能的结论时，应指出恩格斯的下列原理：“从蛋白质的主要机能中，即那种依靠摄食及排泄来进行的新陈代谢中，从蛋白质所特有的可塑性中，产生出一切其他的最纯的生命因素：感应性——这已经包含在蛋白体及其食物之间的相互作用之中了；收缩性——这在吞取食物时，已经以极低的程度表现出来了，生长的能力——在最低的程度，这就是分裂的繁殖；内部的运动——没有这种运动食物的摄取和同化，都是不可能的。①

我们研究了显示胚乳形成，胚发育与胚珠转变成种子，子房转变成果实之间复杂关系的一系列观察实验资料。然而在这个方向上的研究思想，只是不久之前才开始的，所引用的事实提供了作出某些推论的根据。

1. 尽管胚囊在形态上的所有简化，但是新有机体产生和发育的过程中，其中产生那么多的各种各样胚胎现象。胚囊在自己的功能上具有高度的多方面性。根据李森科院士的原理，卵细胞是生物学上最复杂的细胞，我们可以假定，胚囊中央细胞也是独特的复杂系统，胚乳就是在那里形成的。胚囊在受精后一直到胚形成结束时，接连地在生物学上进行改建，执行某些与物质代谢有关的功能。这种情况在很大程度上，决定了正形成的胚，生长的幼小植株和种子的特性。

2. 胚乳影响的多方面性表现在，它不只是与胚有相互的作用，同时与胚珠和子房也有相互的作用。这可以由有性和胚胎一无性杂交的试验和观察中很显然的得出。的确，山炯与 *N. langsdorffii* 有性杂种形成时，胚和胚乳发育中由于受精方式的不同而发生的多样性，说明胚珠中，尤其是在胚囊中所进行生物学过程的复杂性。胚乳正常发育破坏时，与其说是

注① 费·恩格斯 反杜林论1948俄文版78页

立刻反映在胚的生长上，还不如说是影响了胚的分化；缺少胚乳时，胚乳就过度生长，胚乳发育不良或不正常使胚珠转变成不饱满的种子；相反地，胚乳的过度生长，就是当胚不存在时，也不妨碍形成在外形上是正常的种子。杂交时在韭菜 (*Allium odorum*) 的试验中所叙述的胚和胚乳形成的多样性，使我们提出了关于胚乳在种子，因而也在果实形成上，具有重要作用的假设。

把胚乳当作独特的砧木，而把别的胚嫁接在它上面时，胚乳的作用同样是很显然的。在这方面，进一步变化和改进行嫁接方法的研究，从植物胚胎阶段开始就可以更多地促使它们的本性发生改变。

这样就提供了在实际上应用这些方法的重要前提：获得有用的植物新类型，提高杂种种子的发芽率和成活率，还可能在一些今天尚难预料的更特殊情况中加以应用。

3. 假若我们承认胚乳在胚，种子和果实形成的代谢中，有多方面作用时，则若不是在大多数情况下，至少在某些情况下，不应该认为受精的多重性现象与多精受精概念是相符合的；对胚来说，受精的多重性可能是卵细胞与一个精子结合，但是同时与花粉管的内含物直接代谢的结果；除了这种直接的代谢，多重受精可以通过胚乳而影响到卵细胞。胚乳也是有性过程的产物，但是与卵细胞受精的区别在于，在胚囊中央细胞中，胚乳初生核可以由精子与不同数目的极核结合（由于种的不同和偶然情况）。这种情况导致产生了这样的想法，就是当中央细胞在受精时，产生多精受精现象。看来是不很困难的。与此无关地，在多重受精时，当几个不同起源的花粉管进入胚囊中央细胞时，它们的内含物一起被同化。在这些条件下，由于多重受精而产生的胚乳，将对合子和正从合子发育而成的胚产生相应的，使它发生改变的影响。这样，多重受精的间接影响还附加地，并且在较长的时期中，通过这种胚乳的间接作用，表现在年幼的胚上。因而它也应该相应地影响到种子和果实的特性。

4. 假若我们承认被子植物胚乳具有所给予的在胚、种子和果实发育的作用，则显花植物进化过程中，由于双受精的出现所产生的巨大作用就是显而易见的了。双受精使得胚乳第一次以有性方式产生。由于胚乳所具有的在母体植株和胚、胚珠和子房之间的间接作用，才使显花植物中的“被子性”兴盛的传布开来。

根据这些想法，则Ирепент关于胚乳在被子植物进化过程中作用的观点，是值得注意的。

5. 在显花植物胚胎学面前，首要任务之一，就是把受精作用作为生理问题进一步的进行研究，并且在生态因素的背景上，与胚胎发育、胚乳、种子果实形成的研究，它们之间相互的关系，以及与母体植株关系的研究有机的配合起来。

这种研究应该带有实验的性质，并且在所有时期中，都应该同时进行仔细的细胞胚胎学鉴定和分析。

第七章

胚胎发育和阶段发育学说

上面我们描述了被子植物胚胎发育的一般情形，并且关于禾谷类阐述得稍详细些。在讲述胚乳的部分中，曾说明了它在胚、种子和果实形成上的作用，并且也指出，在胚、胚乳形成和种子成熟的不同阶段，这些相互关系相应地发生改变，但是我们的知识，还达不到以阶段发育学说的观点来描述整个胚胎发育的水平。

从授粉时计算，在不同时期，曾从母体植株上把种子拿掉，人为地不使其成熟，可以把这些种子培育为成熟的，正常开花和结果的植株。利用这个方法，进行了以阶段发育的观点阐明胚胎发育的研究。这些试验是在我们的研究室中进行的，主要的材料是小麦、黑麦和玉米。另一些研究者在禾本科植物上，其中包括水稻，进行了具有其他目的的类似试验。

这些试验的结果可以简单地归纳如下。禾本科植物上，利用从母体植株上拿下来的，授粉后只有几天而还未成熟的颖果来培育新一代，是很容易的。如，黑麦，大麦和燕麦的这个时期是6—7天，而小麦和玉米则要经过9—11天。要从这样的颖果中成功地培育出植株来，不成熟颖果的贮藏方法具有重要意义。假若颖果不脱粒，而留在摘下的黑麦穗子或是玉米果穗中（留在从土中拔出来的完整植株上时更好），这些颖果到完全干燥以前还能在母体植株上停留某些时间，则这些颖果的发芽率和植株成活率都显著地提高。

Бейлис在黑麦上和以后Дзюбенко在玉米上曾揭露了这种现象的原因。事情是这样，假若胚和胚乳已经达到一定程度的分化，则未成熟的颖果，在从土壤中拔出的，并正在干枯的母体植株上保存某些时期后，胚还可以继续自己的发育，然而生长却显著的减慢了。换句话说，某些时期内，母体植株还继续向胚囊运送各种物质的总体，它能够保证胚的器官、组织以及颖果其他组成成分分化的结束。“建筑”物质的缺少只影响到胚的大小，它可能比正常的小许多倍，同时也影响到胚乳，颖果的发育强度以及其中累积后含物质的数量。但是颖果和胚发芽时，在生物学上已经完全能够在对它们来说是正常的生态条件下，进行以后的自养生存了。

Дзюбенко用玉米布朗烏康特（Брюнконти）品种进行试验而获得的资料是值得注意的，这些资料简单地归纳如下。将14天的未成熟颖果采下后，立刻进行发芽时，还不能生长，而15天的就可以发出幼苗，然而预备时期长达30天，但是只要再晚两天去取颖果，即将17天的颖果拿来发芽，则预备时期就缩短到9天，而24天的颖果四天就发芽了。

用10天的颖果进行的试验产生了下列结果。假若把这些颖果采下后直接播种，它们不能发芽。但预先在果穗上保留三个月的同样年龄的颖果，经过10个月以后播种就发芽了，发芽率到8%。原来，在果穗上保存了这样久的这种10天的颖果中胚发育得更好些，而胚乳

分化也较强。最后，当10天的颖果与整个茎在一起收获后干燥了三个星期，则它们两天后就发芽了。可是这些颖果所含的胚乳发育得如此弱少，甚至胚在体积上都超过了它。假若这种10天的颖果经过9个月后播种，则发芽率达到85%，而经过10个月达到96%。

所列举的试验证明，甚至在贮藏时期中，当所有的过程进行得都特别缓慢时，在正形成的胚、胚乳和颖果之间的相关关系，正如物质代谢的过程一样，实际上是很复杂的，同时还要考虑到，这里所指的不是在正常时期所收获材料的后熟作用，而是10天的颖果在贮藏中，自己的发育接近成熟的情况。

从不成熟颖果培育成植物的试验资料，给这样的假说提供了可靠的根据，就是在植物有机体上，阶段发育学说的应用，不是开始于由成熟胚产生的幼苗转向独立的自养生存的时候，而是更早些，在由胚囊的合子形成胚的时候，即当它还完全寄生在母体植株上的时候。下面叙述关于被子植物胚胎发育阶段假说的试验资料和根据。

由H.B.米丘林所奠基的，而被T.Д.李森科院士所发展的阶段发育学说（1935—1936），正如所知，已获得得了一般公认。这个学说无论是在我们苏联，或是在这个界限之外，都引起了许多研究者的注意。同时有一些人给自己提出了比较狭窄的任务，就是具体地确定个别作物的春化和光照阶段，另一些则尝试利用阐明阶段本性的方法使这个领域中的知识更加深入。

T.Д.李森科提出，高等植物上大约有4—5个发育阶段。某些研究者的探索曾朝向追寻光照阶段以后的新发育阶段，假若考虑到，象阶段发育学说首创者一样，许多实验者在试验中利用了成熟种子中已完全形成的胚时，朝这方面去想是完全可以理解的。

但是，到现在为止，并没有专门以实验方式去解决被子植物上，在目前已确定的第一个阶段——春化阶段——之前，是否还存在着其他发育阶段。换句话说，年幼的生物体在自己胚胎发育和形成时期，即在春化阶段之前，是否有一定的阶段进行着。

从自己研究被子植物胚胎过程的多年试验出发，我们给自己提出了这样的任务，试图在成熟种子形成的自然条件下，从胚完成了自己的胚胎发育的时候开始，来分析它的发育期。

但是为了从植物阶段发育学说的角度来进行这种分析，必须找到某种以实验方法作为根据的标准。从作者的观点出发，分析胚发育期的最适合指标，是授粉后经过一定时间从母体植株上把带有胚的种子取下来，并且阐明它在未成熟状态时能够发芽的条件。

这种方法还有它方便之处，就是关于从未成熟的播种材料中培育成植物的问题，存在大量的文献。这些文献的资料部分地也可利用来阐明我们所关心的问题。

此外，由我们所领导的细胞学和胚胎学研究室中，最近几年，详细地研究了主要的禾谷类作物胚和胚乳的胚胎发育，并进行了相应的细胞学（不是核学的）分析。

这些在禾谷类作物上的观察，一般是从授粉起，到胚和颖果成熟为止，严格地按日期进行的，就是说可以知道胚和胚乳发育的每一个阶段离开授粉时的年龄日数。这类材料也可以利用来分析年幼生物体在胚胎状态时的阶段发育。

有关种子萌发生理的资料，尤其是在所谓后熟问题上这些资料的极端矛盾性，使我们把试验也扩大到这一阶段上来（即由胚长成幼小植株的阶段）。

在进一步阐述问题之前，重提一下T.Д.李森科阶段发育概念的定义。种子植物发育阶段不应理解为植物不同器官和部分的形成（发育），而是性质上转变的时刻，并且首先是决定于正发育的植物对外界条件改变要求的时期（Этап）。

但是在分析自己的试验资料以及其他研究者的观察时，我们应用发育期（Этап）这个名词；发育期可以再分为各别“时期”（Фаза）。只是在结束语中，我们再返回来把已确定的胚胎发育期（Этап）和时期与阶段发育（Степное развитие）的概念相比较。

关于未成熟的种子是否可长成正常植株的问题，学者很早以前就研究了。只要指出，在纪元前2200年特奥夫拉斯特（Теопфраст）曾注意到从未成熟的种子中可以产生植株。

在XV世纪，反对从未成熟种子可能获得植物和持有相反观点的学者中间曾进行了长期的争论。

XIX世纪中叶，Cohn 选择了种子萌发生理的研究作为自己论文的题目，其中有单独的一章，阐述从未成熟种子产生正常植株的可能性问题。

还在1849年Cohn就确定，*Canna orientalis*的种子，在早期，即刚刚形成，胚乳还很软，种皮很薄而无色时就能够萌发了。Cohn进一步注意到年幼的种子要比更成熟的萌发得快，并且从它们所生长出的幼苗，无论是在健壮或是新鲜的程度上，都与从成熟种子所获得的植株没有甚么差别。

Cohn进一步以自己在不同科的20个物种上的试验作根据，得到了结论，就是，种子的成熟和它们萌发的能力在时间上可能不相吻合。

所有这些值得注意的资料，现在完全被忘记了，而从事未成熟种子萌发的最近研究者，不知道在他们的观察之先，还在一百年之前就已经作出了深思熟虑的和有根据的结论。

许多年来，连最近也算在内，研究者主要是注意了这种材料，就是还没完全成熟，或是还未通过所谓后熟期的种子。

只有在最近20几年来，重新又出现了零星的，关于从不同年龄的未成熟种子培育出植物的工作。

当时，在初步的报导中，我与Бейлис曾提供简短的报导，说明授粉后9—11天以后从母体植株取下的小麦（品种乌克兰卡，留切斯森斯062和米良诺普斯069）颖果具有产生正常植株的能力。

把春小麦的颖果，例如米良诺普斯069（Мелянопус）自授粉的9—11天开始，由母株上取下来，在20天以内，每隔2—3天取一次，以后每隔五天取一次，直到成熟状态。

相应年龄的颖果预先放在盘子中的纱布上，纱布下面垫上棉花，上面盖上可流通空气的罩子；这些颖果发芽后就移到盆子中，并且浇了水，但是没施任何追肥。在另一些情况下，直接地将未成熟的颖果放到土壤中，在那里发芽。

完全未成熟的颖果，从母体植株上取下来时，胚器官组织在解剖学上的分化可能还未结束；例如盾状体未达到自己正常的大小，它的表皮层细胞的剖面不是伸长的，而是正方形的，没有维管束等，虽然胚乳中后含物累积得还很有限，这种胚还能够萌发，而转向独立的生活，直到抽穗，开花和结实。

为了确信，这种现象并不具有偶然的性质，曾用春麦米良诺普斯069和留切斯森斯062

(Лютеценс 062) 进行了下列试验。

1938年曾收获了不同年龄的未成熟颖果，立刻使它们萌发，并且在仲夏日播在盆中。11月底是非常温暖的秋天，曾在当年第二次收获了未成熟颖果。

1939年春天，按年龄分别把未成熟颖果的第二代播了种，这些颖果，几乎在所有情况下，都具有令人满意的发芽率。而且将近乳熟阶段的不饱满种子比正常颖果发芽快。

1939年夏天又收获了11天，14天，17天和20天颖果的第三代，并且当时就播种在盆中，为了在深秋能收到未成熟颖果的第四代。

1940年春天又曾把未成熟颖果的第四代播种，产生了正常抽穗和结实的植株。从计数上已经是第五代的未成熟颖果中，秋天又曾获得正常的植株，从那里收集了第六代的未成熟种子。

应该注意到，由未成熟颖果长成的春小麦第三代与第五代开花和开始结实时，在外形上，与从渡过了后熟期的，并且与试验材料同时播种的成熟颖果培育出来的对照植株相比没有任何区别。

这样，毫无疑问地，一连六代从未成熟颖果培育成植物，对植株的生活力并没有产生任何影响。

确定未成熟颖果从播到湿室中起到萌发时所必需的预备时间长度，与未成熟颖果本身年龄之间的反相关是值得注意的，这些观察指出了下列情况。

假若播种9天的颖果，则它平均经过20.7天才萌发；播种11天的未成熟胚时，这个时期已经缩短到18天，14天的颖果经过14.8天产生幼苗，17天的经过13.5天，而20天的，经过10.5天。

上述最简略观察，就作为分析胚在胚胎形成时期发育期(Этап)的基本资料。

禾谷类作物胚和颖果的形成，从受精到完全成熟，可以区分为三个发育期。

第一个发育期的特点是，在这个时间，就是创造了所必需的条件，颖果也完全不能生长，春小麦，例如米良诺普斯0.9的这个时期大约有9天；看来在其他品种上，增加到11天。

第一发育期结束时，胚具有了所有的器官，然而它们的组织还没分化完全。也已经有了糊粉层细胞以及在年幼的胚乳细胞中也有了一些淀粉粒。

第一阶段结束时，看来颖果的胚和胚乳细胞中累积的物质还是“原料”，并不能使胚进入开始萌发的状态。但是，若是将8天的胚放在湿室中，无论在甚么条件下都不萌发，则9—11天的胚，在这些条件下，就出现这种能力，然而，上面已指出，为此，这种情况下，它就需要一定的长达18—20天的预备期。

可能，这个预备期是使已有的“原始”化学物质有可能转变成活化胚发育，同时也是它营养和生长所必需物质。

这样，胚胎发育第一个发育期结束和第二个发育期开始的标志，就是颖果上出现萌发的能力，假若萌发的相应条件，首先是湿度，有保证时，从播种在湿室中到出苗为止的时间，上面已指出，就是第二发育期的预备期。这个时期越短，胚也就越老，这可以从上面相应的数字资料中看出。

但是，在胚的胚胎发育第二发育期的一定时期出现转折，看来，是说明第二发育期的结束了。这个转折表现为下列情形。

虽然这些颖果与它们的胚是比较成熟的，但是，它们究竟还是需要比较长期的处在温室中才能萌发。

因此，我们以下列方法测定胚的胚胎发育第二发育期的长度。第二个发育期的长度等于：从开始具有萌发能力的最年幼颖果年龄与已经趋向于成熟，但是离完全成熟还很远的，而且萌发时所需要的预备期又开始有些延长的年老颖果年龄之间的一段时间。

用具体的例子来说明一下所提出的说法。米良诺普斯069春麦第一发育期结束于第九天，这是颖果出现萌发能力的最早临界期；这种9天的颖果，真正萌发是在温室中大约经过了20天的预备期之后。

相反地，若是受精后20天收集的颖果，即具有20天年龄的，在温室中只要到第10天就萌发了，换句话说这个时期从20天缩短到了10天。

根据上述的一切，我们可以认为，在这个具体情况下，米良诺普斯069小麦胚的胚胎发育第一发育期是九天，而第二个大约是20天。

假若我们注意到稍大于20天的未成熟颖果，则会觉察到，它们的萌发预备期有延长的新趋势，然而延长很少。可以举出在留切斯森斯062小麦上的试验资料作为说明。

15天的留切斯森斯062小麦颖果，需要在温室中平均过11.8天才能萌发；18天颖果的预备期有9.8昼夜；23天的是10.4昼夜。这样，对留切斯森斯062品种小麦来说，第二发育期的结束是在18至23天之间的某个时期，就是说，与所指出的米良诺普斯069相近。既然留切斯森斯062能够萌发的最年幼的颖果是9—11天的，则我们可以认为，这个品种的第一发育期大约也是在这个期间结束。

其他研究者的资料，也有助于我们关于胚的胚胎发育第二发育期结束日期的推断。这些资料对于我们特别客观而可贵，因为这些试验者的目的并不是研究阶段发育，而是关于播种材料萌发生理的狭窄问题。

研究水稻时，曾发现，7天的水稻颖果在第20天发芽；11天的需要20天才发芽，但是16天的颖果发芽期又重新延长了，是21天，由此，我们可以作出假定，水稻第二发育期的结束是在第12—15天。

培育从6到20天的大麦未成熟颖果时，曾确定，14天的比其余的发芽都快。这样，在这里可以设想，第二发育期的结束是在第15天。在黑麦上(Петкуская品种)曾看到，5天的胚已经具有萌发的能力，但是发芽率不高，6天的发芽更好些，而4天的完全不发芽。这样从黑麦的资料中我们可以断定，与我们在小麦上的试验相似，黑麦胚胎发育的第一发育期结束于授粉后第五天，虽然这样的颖果在重量上等于正常成熟颖果的1/16，但是它们产生了正常结实的植株。

上述有关玉米的类似资料说明，在这里胚胎发育期的界线，由于品种和谷类贮藏方法的不同，有明显移动的趋势，但是从实验的资料中看到，玉米胚第一发育期的长度有8—15天。

目前很难确定，玉米在甚么时候结束第二胚胎发育期。但是很可能，某些品种上，它大约结束于第20—25天。

在这里，举出我们研究室的资料来是适宜的，根据这些资料，6—7天，个别情况下，5天后采下来的大麦和燕麦颖果就可以产生出正常抽穗和结实的植株了。因此，这些日期就是它们结束第一胚胎发育期的时间。

所引用的资料证明，在我們所有主要的禾谷类作物上，即小麦，黑麦，大麦，燕麦，玉米和水稻上，存在着同样性质的规律。这些规律可归纳如下。

第一个胚胎发育期是在母体植株活动的影响下进行的；这正是胚乳形成和发育的时期。胚乳的发育在形态上有不同的表现，并且时常出现相当独特的分化；胚乳的发育，在生物学上表现为，将它的细胞中所累积的物质改建为在性质和数量上协调的综合体。这样，带有胚乳的胚囊就构成了胚的直接和独特的新环境。在这个环境里，胚进行以后的发育，这时它的生长点已经形成了。

由胚乳所提供的新辅助环境就使胚结束了第一个胚胎阶段，而在第一个胚胎阶段中，它在任何条件下，都不能在外界环境里进入自养生存。胚乳的新性质创造了这个辅助环境，后者决定了胚进行以后的胚胎发育期，这些发育期是与生长点细胞原生质体转向新的质量状态有关。

所描述的试验结果证明，从母体植株上取下的未成熟胚越老，则在温室中进入萌发的时间也越短（上面已指出——只到一定的时间），这证明，那些继续留在母体植株上的颖果中，第二个胚胎发育阶段开始的日期，与采下来放在温室中的颖果一样。

人工胎生的试验可以作为这种假定的鲜明论证。从上面向在母体植株中很不成熟的大麦颖果浇大量的水。结果它们在开花后第15—20天就发了芽，这样，就保证了幼苗的移植。

也不排除会有这种可能性，就是，温室的条件有些加速了从母体上隔离下来的未成熟颖果第二发育期的结束；颖果在母体植株上进行第二个发育期时，可能，后含物的积累，延长了第二个发育期，因为胚发育时的物质代谢进行得较慢。

也可以这样设想，除了湿度以外，还可以创造其他有利条件，例如，从外面供给这种颖果特殊的刺激物质，或利用未成熟颖果内部促进分化的物质来缩短离体颖果的第二个发育期。

从以上的叙述，很显然地可以看到，对禾谷类颖果来说，只要经过了上述两个胚胎发育期，就可以由它们的胚培育出正常结实的植株来了，这些植株，与从完全成熟的，并且还渡过了所谓后熟期的颖果，培育出来的植株毫无区别。

由此可见，在胚的第一个胚胎发育期的不多日期中，颖果里所积累起来的那些很有限的基础贮藏物质，就完全可以使年幼的幼苗“站了起来”，进行完全独立的生活，并且渡过以后的，保证它进一步繁殖的阶段。

但是在胚的胚胎发育第二发育期之后，颖果中还发生进一步的变化。一方面，这些变化在于后含物的累积，同时，这些累积物也逐渐发生性质上的改变，另一方面，颖果也逐渐变干燥。已知，特别是蛋白物质数量的增长，对成熟中的颖果是很典型的。因此看来，在第三个发育期所收获的颖果，发芽时，应经受一些其他的变化。必须使积累的物质总体，在性质和数量方面，大约与胚的第二胚胎发育期结束时一样，才能保证胚的发芽。例如，可以推断，米良诺普斯069品种授粉后30天的颖果中，物质总体和水的性质和数量具有适合的比例，它可以使胚转变为年幼的自养的植物。更老一些的颖果应该经受相应的“改建”，以使它们接近于上述第二发育期结束时的适合比例。

禾谷类颖果第三个发育期延长到种用材料完全成熟的时候。在作物上，这个发育期分为两个时期，是以为防止籽粒脱落而收获的时间，作为分界点。第二个时期称为后熟期。从失

去水分上来说第三个发育期的两个时期是一个统一的过程。性质不同的主要后含物类型之间，在两个时期中逐渐确定最后的比例，就是这个统一的过程。

由于上述的考虑，并没有严正的理由把后熟期看作为特殊的生理阶段，只承认存在着一个分为两个时期的第三发育期会更自然些；第一个时期中，颖果还与母体植株相联系着，而第二个时期时，它已经独立的存在了。

虽然在一定的时候，颖果已脱离了母体，两个时期中颖果里所有正衰弱的生理过程还在不断的进行。

胚与颖果的第三个发育期，对胚转变成新的植株来说，完全不是必需的。就象我们在不同品种的所有主要禾谷类作物上所看到的，为此，胚只要通过胚和颖果的最初二个胚胎发育期就够了，Cohn和其他研究者的试验也证明了这点。

第三个发育期只是对一定生态条件的适应，它应该保证种的生存。当胚转向独立生存时，把未成熟的颖果培养在相应条件下，可以消除这个发育期。第三个发育期在胚的生活中是非专性的（非必需的——译者）。

已知，春化阶段开始于成熟的、渡过后熟期的颖果中，并且是由于产生了，或人工创造了相应生态条件的结果。很自然地产生了问题，假若第三发育期在胚的生活中只是非专性的，那么这种情况下，春化是否可能开始于未成熟的颖果呢？

我们从Зарубайло和Костюченко，还有Грегори和Пурвис的研究中，获得对此问题的肯定回答，在北方地区，当温度降低时，年幼的颖果并不通过母体植株，而是直接的受到春化，虽然它们还继续停留在母体植株上。未成熟的颖果对温度因素的感受，开始于胚形成时，而且当腊熟期到来时，感受能力就有些下降。因此Зарубайло得出结论，乳熟期的颖果在自己的性质上，比完全成熟的干燥的更接近于萌发状态。然后这个作者还指出，萌发的能力比整个种子的成熟要到来的早得多。

此外，Зарубайло在乌克兰卡品种（Українка）小麦上，确定了未成熟颖果春化的可能性。乳熟状态收集的，并且于1936年7月在3—6℃的冷藏器中存放过30天的颖果，曾于1937年进行播种，并且于同年7月整齐的抽了穗。1936年收集后只是烘干的同样年龄颖果，在1937年没能抽穗。

Грегори和Пурвис使未成熟的冬黑麦颖果处于1.5℃的温度作用下42天，获得了类似的结果。

我们具有很大的可能性认为，Зарубайло和Костюченко，还有Грегори和Пурвис的春化试验资料，是属于未成熟颖果结束了第二个胚的胚胎发育期的。

这样，春化可以在第二发育期完成以后开始。一般田间条件下，春化的开始移到与颖果干燥有关的第三发育期去了，而且可能，也还与物质总体的改变有关。

最后，春化可以在对本物种和品种来说，是一定的生态条件下开始，而越过第三发育期所产生的那些改变。

怎样才能使胚和颖果的第三发育期与春化阶段相符合呢？在回答这个问题时，我们不能不注意到，春化对原生质性质改变的影响研究得还不够。曾确定，春化时氧化酶的活性增强，原生质胶体系统有重大变化，而导致抗寒性和抗旱性的削弱。总而言之，有复杂的，还研究得不够的生化现象与春化过程同时进行着。但是它们是原生质在春化过程中性质改变的指

标。

在任何种程度上能够有助于研究植物发育阶段顺序性的任何方法都应该利用；根据我们的意见，利用培育未成熟颖果试验的资料，是这些方法中完全适合的一个。

看来，只有当贮藏于胚和胚乳原生质中的物质，完成了相应的基本分化时候，未成熟的胚才能够感受温度因素，换句话说，只有胚和颖果完成了胚胎发育第二发育期时，当生理成熟完成之时，温度因素才成为现实的，同时也给实现春化阶段的最早可能性开辟了道路。

胚与颖果最初的两个胚胎发育期的彼此区别，在于它们对环境条件的不同反应；两个发育都具有一定的长度，并且只按我们所指出的顺序发生，同时第二个发育期在春化阶段之前。

上述的思想，使我们有根据把所描述的两个胚胎发育期看作为发育阶段。由李森科院士所制定的植物阶段发育，包括了从种子萌发和胚转向独立生存这一时期的植物生活。然而将发育阶段学说推广到植物还在胚囊中生活的胚胎时期，也是十分自然的。因此，在这里重提一下T.Д.李森科的说法是适宜的，即所有的植物，它们每种性状和特征等等，都是遗传基础在具体的外界环境中发育的结果。遗传基础是所有以前系统发育历史的结果。植物有机体在自己从合子开始的个体发育整个经历中，对自己生存的一定条件的那些要求，就是由对这些生存条件适应选择所创造的这种生物学历史的结果。

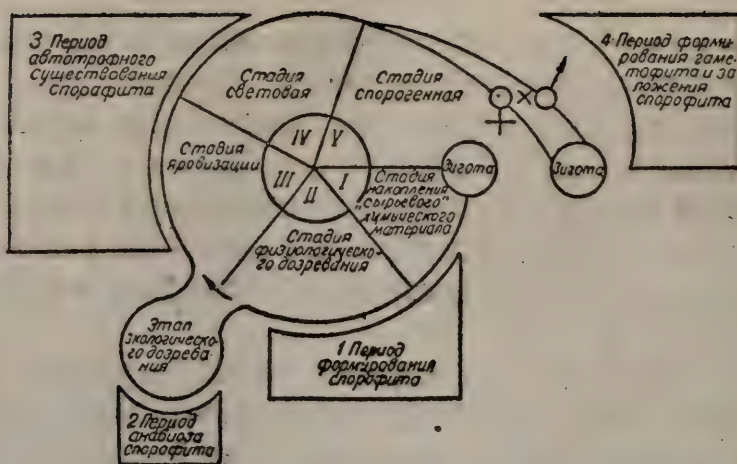
我们也知道，胚的发育与胚乳的形成有直接的关系和密切的联系，胚乳对胚来说假若不是特殊环境的主导因素，肯定地也是主要因素之一。直接作用于母体植株的生态因素，主要是通过胚乳，应该对胚的形成产生影响，这样，胚乳就是胚与母体植株之间的中间环节。

因此，决定胚与外界环境相互作用过程的顺序，可以简化为下列形式：外界环境因素——母体植株的同化活动——胚乳的媒介作用——正形成胚的生长点细胞中原生质积累相应的变化——生长点细胞过渡到新的质量状态——胚表现出独立生存的能力。

要阐明保证胚能够过渡到独立生存的那些胚胎发育阶段时，最合适的方法应该是以改变了的外界条件，作用于母体植株，使这些改变相应地反映在正形成的胚上。但是，我们没有适合的方法，来实现这种迂回而复杂的途径。

培育不同年龄未成熟种子的试验，给我们指出了阐明胚囊中胚发育阶段问题的间接途径。母体植株的胚珠中，胚通过发育阶段的特殊条件，与直接和外界环境接触的幼苗的发育阶段条件有本质的区别。第一个区别在于，幼苗已经具备与周围环境联系所必需的所有器官，而正由合子形成的胚却还需要建立这些器官。第二个区别在于，幼苗和年幼的植株与环境之间的相互作用是直接的；相反地，从合子的分裂到成熟种子里的分化状态为止，胚与环境的相互作用是间接的，这种间接作用带有复杂的特性，因为是通过两种途径，就是：通过母体植株直接与胚的代谢和间接的——通过与胚乳的代谢。但是要使胚乳能对胚产生作用，它本身就应该经历一定的发育期，从胚乳的原始细胞（受精的胚囊中央细胞）到多细胞状态，同时还要进行分化，并且积累各种性质的物质——母体植株同化作用的产物。应记得，受精后，最初正形成的胚乳，在发育和分化上，走在合子的前面，关于这点，以前已指出过。

阐明胚发育的胚胎阶段时，我们也不应忽略胚与胚乳之间的相互作用，是与由胚珠形成种子的过程密切相联系着的；因此，在决定胚发育阶段时，不能把它们与胚乳和种子整体的发育割裂开来。



图式9. 从植物阶段发育的观点来看被子植物胚的发育

Зигота——合子

I. 化学原料累积阶段

II. 生理成熟阶段

III. 春化阶段

IV. 光照阶段

V. 孢子形成阶段

1. 孢子体形成期

2. 孢子体寄生时期

3. 孢子体独立生存时期

4. 配子体形成和孢子体奠定时期

Этапа экологического дозревания生态成熟期

当胚乳通过第一阶段的时候，从合子形成胚的过程也平行的进行着。它在形态上表现为，胚上出现生长点。当胚乳中还进行着物质的最初积累时，胚没有转向独立生存的能力，但是当这些物质，按照一定的比例，改建为综合体时，则后者决定了内部环境的改变，并且使生长点细胞原生质转向新的状态。第二个转折点是胚产生了转向种子体外生活的最初能力上，形态上，这个转折表现为长点的进一步分化，生物学上表现在，当使未成熟种子萌发时，未成熟胚的正形成器官直接地而不是间接地，与外界环境相互作用的适应上。

有些植物类型上，物质总体较早地就转变为协调的了，而另一些则晚些。因此，某些情况下，可能由完全不成熟的种子形成植株，例如在禾本科植物上，而在另一些情况下，要由成熟得更晚一些的种子，才能形成植株。

假若物质总体在种子形成的早期，就成为协调的了，则这些物质累积的数量就相当少，但是就象我们在禾谷类上所看到的，这种情况并不能成为种子萌发的阻碍。这样，事情并不在于累积大量所需要的营养储备，而在于供给胚，那怕是最低限度的，适合的物质种类，以使它的生长点转变为新的状态。在任何情况下，一定量的多余水分，总是必须的条件。

从上述的想法进一步得出，种子应区分两种成熟度——生理的和生态的。生理成熟应如此理解，即此时种子胚乳中已经具备应有的，那怕是最低限度数量的物质总体和足够数量的水，以保证胚能越过休眠而转向独立生存。因此顺便指出，“生理成熟”的概念也应该扩大到这类种子上去，其组织不只是当生理成熟到来时，就是生态成熟部分地开始时也不是坏死的，例如，当胡椒科和石竹科等种子的外胚乳正在生长的珠心细胞中累积的时候。

许多热带植物的代表，生长在沒有中断植物营养发育的不良季节地区，胚与种子的发育周期结束于生理成熟，而种子立刻萌发，胚也转向独立的生活。在温带条件下，生理成熟之后，生态成熟就开始了。

知道了完成胚和种子生理成熟的两个胚胎阶段结束的时期后，可以越过生态休眠时期，培育出能正常通过以后阶段，并且达到开花和结实的植物。在这方面，按照李森科院士的指示，当时曾采取了措施，保证了因为沒有适合的播种材料，而从未成熟的种子中获得产量，这件事情是很有意义的。

第八章

无融合生殖，多胚现象和单性结实

植物有无性别存在问题的阐明，在生物学上持续了160年。还在XVIII世纪后半叶，首先曾以实验的方式，确定了双子叶植物侧金盏(*Lychnis pratensis*)的性别。但是，在这个问题上的长久争论，直到XIX世纪上半叶的末尾才结束。为了彻底地确定被子植物中是否存在不经有性过程而形成种子的物种，也花费了相当多的时间。在这方面的最初观察是涉及到一种双子叶植物，热带的大戟——*Caelebogune ilicifolia*，它的雌株，在温室的条件下，当没有雄株存在时结了种子。但是后来证明了，这个植物的胚不是由卵细胞产生的，而是由珠心细胞形成的不定胚。

第一次真正的单性生殖，只是XX世纪的前夕，在双子叶植物高山触须菊(*Antennaria alpina*)上确定的，胚胎学上曾证明，它的胚可以从没受精的卵细胞产生。从那时起，所看到的被子植物单性生殖情况的数量显著地增长了；这类植物细胞学和胚胎学特点的研究证明，它们的胚囊和胚的形成方式和途径是各种各样的，需要进一步的研究与种子无性形成有关的过程，以阐明所有的问题。单性生殖，或无性种子繁殖是无融合生殖的一种情况，无融合生殖应理解为有性过程被无性繁殖所代替。

由于被子植物无融合生殖资料逐渐的累积，发现了各种形成胚、胚乳和种子的方式，这就需要把很复杂而矛盾的名词精确一下。以二分支方式提出的图式，提供了辨别被子植物繁殖方法的可能性。从图式中可看到，无融合生殖可分为营养无融合生殖，当植物通过营养器官繁殖时，以与通过种子繁殖相区别。假若胚是由长入胚囊的珠心体细胞经过一系列的分裂而产生的，我们就看到不定胚的例子。

以不定胚的方式繁殖，在表面上好象与营养繁殖并无区别，因为无论在何种情况下，新个体都是由体细胞产生的。而实际上若就阶段发育学说而论，这两种繁殖方式有本质上的区别。

无性繁殖时，新个体是由母体有机体的具有一定阶段状态的细胞开始发育的，这种阶段状态也就传给了新个体的细胞。新个体在发育阶方面是母体植株的直接延续。

不定胚就是另一种情况了。产生不定胚的原始细胞是在珠心和珠被中。因此，它们是由那些产生营养器官突起过渡到形成转变为花、特别是生殖器官突起的生长点分生组织细胞产生的。看来，这种过渡是与生长点细胞获得新性质有关。

不应该把能够最后发育成不定胚的胚珠能动物细胞，与肯定是母株体细胞延续的插条和分枝细胞等同起来。

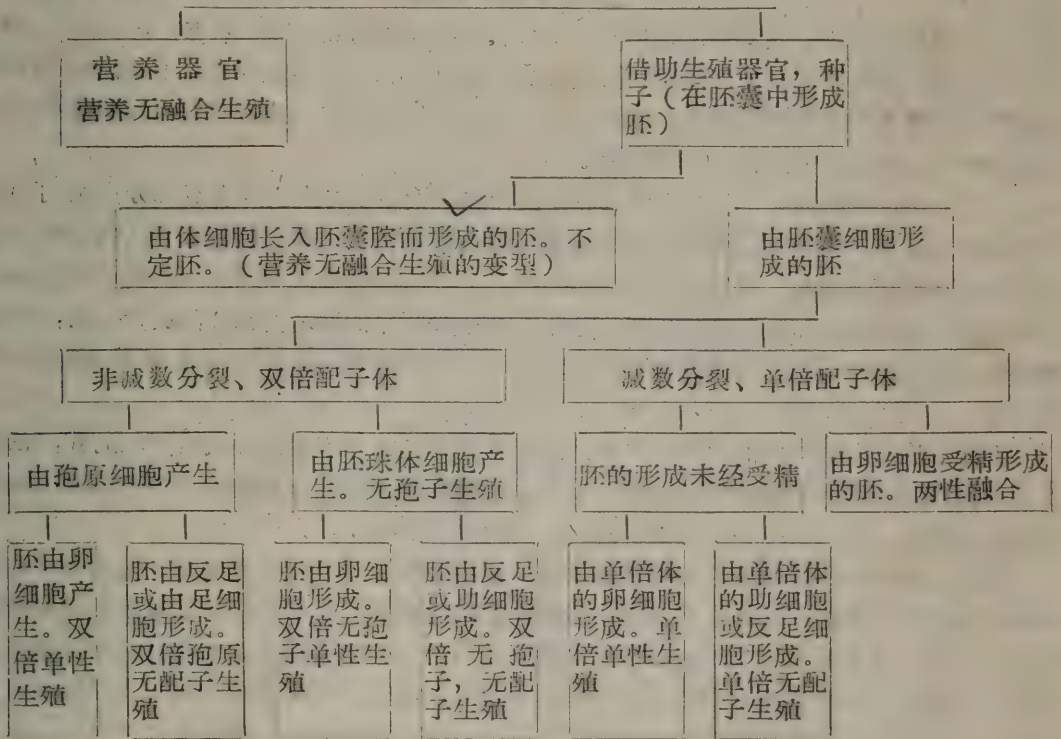
因此，营养繁殖与不定胚的相近，只是表面上看来都是由体细胞产生的后代；但是实际上，两种繁殖方式是不同的，因为在这两种情况下，体细胞的本性在质量上有区别。

不定胚只能在含有胚乳的胚囊腔中发育的事实证明，不定胚的发育就如同对正发育的合子一样，必须存在由胚乳所创造的独特环境。

与不定胚相对的其他种胚的形成方式，是与胚囊中的细胞有关的。继续观察图式甲时，我们会明确雌配子体的两种主要形成途径。雌配子体可以通过正常途径产生——减数分裂后以单倍体的形成，或者是在它发育的时候减数分裂逐渐削弱，使得胚囊母细胞的核发生有丝分裂，或者是从一开始减数分裂就不发生，结果产生了双倍体的配子体。

在双倍体和单倍体的配子体中都可以看到无融合生殖。一般，单倍体的卵细胞受精之后，转变成成为胚。那时，我们看到的是正常的两性融合。但是，有些个别情况下，在不同属的被子植物中，曾看到或者是由卵细胞产生了单性的单倍体的胚（单倍单性生殖），或者从胚囊其他的细胞，如助细胞和反足细胞产生了胚（单倍无配子生殖）。

被子植物的繁殖方式



图式 甲

单倍性，就是说卵细胞以单性生殖的方式形成胚，现在已在被子植物的50个种上确定了。它在不同的科中都被发现。

单倍体的体积较小，就使得它们的器官，细胞和核也变得较小，并且有相当大的不孕性，同时减数分裂明显地被破坏，因此不可能有任何实际意义。但是单倍体产生时所看到的过程，却在有关授粉和受精的问题上具有某些值得注意的地方。

分类学上相距很远的类型之间杂交时，常常看到出现单倍体植株。如，用甘兰 (*Brassica oleracea*) 的花粉给芸苔 (*Brassica campestris*) 授粉时，甘兰的精子进入芸苔的胚囊中以后，既不与卵细胞的核结合，也不与它的极核结合，但是却促使卵细胞分裂并且形成胚。

既然黑龙葵 (*Solanum nigrum*) 上单倍体的形成，也是由于另一个种花粉授粉的结果，并且精子不能与卵细胞结合而退化了，则在这种情况下，看来，进入的花粉管和它注入的内含物的作用，在于促使卵细胞进行单性生殖的发育。

多胚现象时也看到单倍体。某些情况下，除了由正常受精所形成的胚以外，这个胚囊中还有单倍体的胚。这里我们有理由设想，花粉管的内含物成了生物刺激剂。既然单倍体的胚在这些情况下是由助细胞或是反足细胞产生的，则类似的观察使我们有理由认为，这些细胞是潜在的配子。

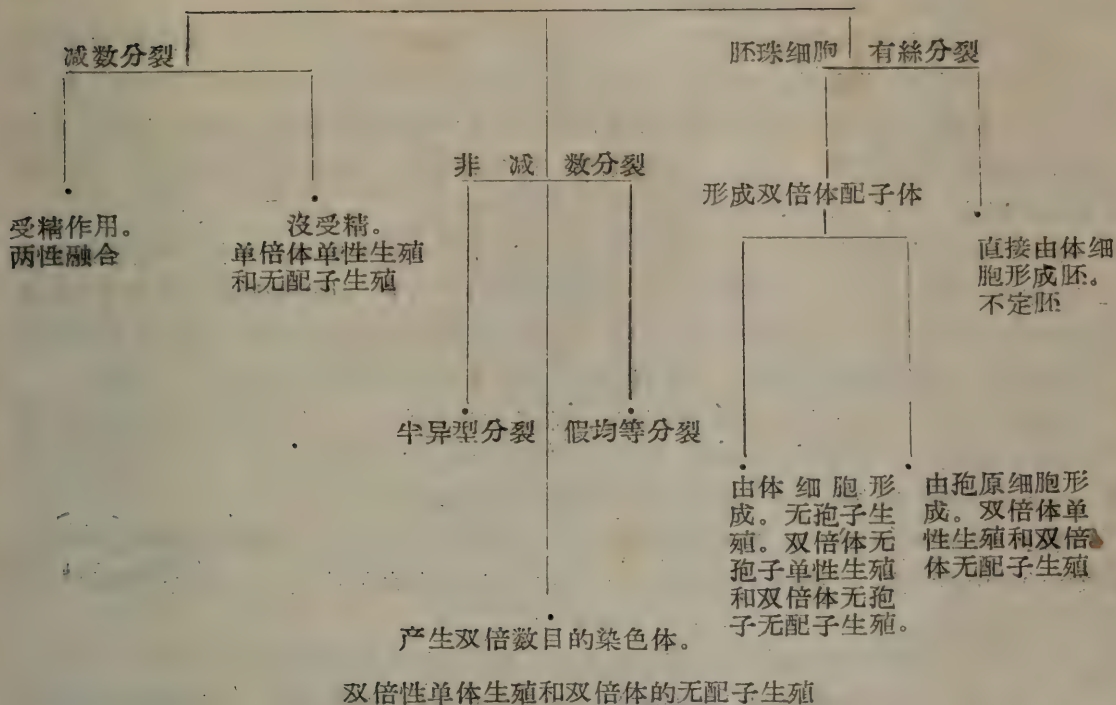
谈到双倍的配子体产生无融合生殖时，应该指出，它们的形成方式具有大量的变异，这些变异不只在同一个种上，并且甚至在同一株上都可能看到。双倍配子体可以由造孢细胞，以单孢子，双孢子和四孢子胚囊的形式形成，也可以由邻近的珠心细胞形成，后者在形态特征上，处于同一个珠心的造孢、细胞和体细胞之间的中间状态。在类似的情况下胚由双倍体的卵细胞产生，稀有的情况下，由双倍体的助细胞或反足细胞形成。这时它们相应的是双倍体的单性生殖或是双倍体的造孢无配子生殖。

最后，双倍体体的配子常常由珠心体细胞形成，大多数是在它的合点部分产生了正常胚囊的形态特征。这种胚囊有时可以与造孢细胞的胚囊同时并存，后者在自己的起源上或是单倍体的或是双倍体的。但是，大多数情况下，这种体质胚囊排挤了正常的，并且占据了它的位置；这种现象称为无孢子生殖。这个无孢子胚囊中的胚若是由卵细胞产生的，则就是双倍体无孢子单性生殖，胚若是由助细胞或反足细胞产生的，我们就看到双倍体无孢子无配子殖。

由双倍单性生殖，双倍无配子生殖，无孢子生殖，或以不定胚方式所产生的胚，在形态上，与两性融合所产生的胚并无区别。此外，两类胚显然还具有相似的生物学特性。从它们所长出的植株，都应通过一定的发育阶段，才能开花和结实。

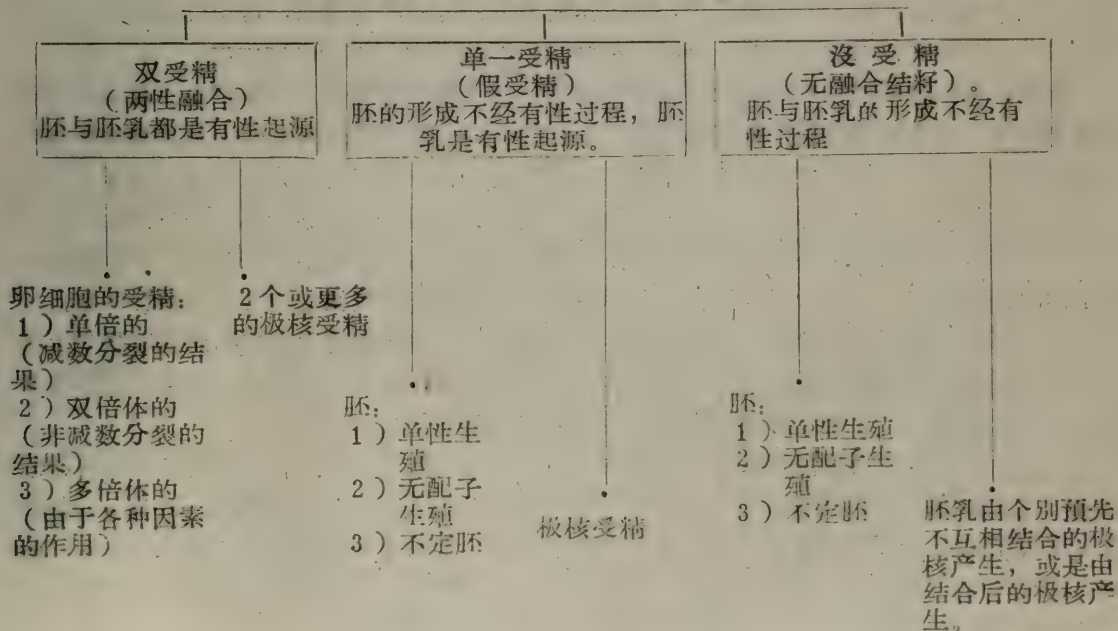
因此，两性融合和无融合生殖胚的发育，在生物学上或是完全相同的，或是至少是很相似的。由此可以设想，营养生长点细胞质量状态的转折点，是与它转向生殖生长点细胞的时间是一致的。生长点这种性质的改变，一般，导致产生减数分裂，并且通过它产生单倍的配子体。但是在无融合生殖时也形成配子体。假若是注意到，双倍体的，其中也包括无孢子的胚囊，具有和普通经过了减数分裂的单倍体胚囊一样的功能特性，则就象已指出的，应该承认，生殖生长点细胞的性质改变还在减数分裂发生之前就进行了，然而现在的细胞学还不能鉴定这些改变。减数分裂只是胚珠细胞改变状态的后果，这些细胞在减数分裂初期到来之前，已经具有新的特性了。

值得注意的是，减数分裂的削弱是属于后生现象。这种现象证明，生殖突起分生组织细胞的状态在生物学上有相当大的变动，但并不影响这些细胞形成在形态和功能上是典型胚囊的主要特性。



根据受精或无融合结籽来区分被子植物的繁殖方式

图丙



所列举的图式甲是想把被子植物繁殖的所有方式加以分类。两个辅助的图式(乙、丙)具有从核学和胚胎学观点来解释繁殖的目的。

核图式解释了在这种或那种无融合生殖形式下,胚囊母细胞中进行着何种类型的核分裂。在不同的无融合生殖植物的代表上,可以看到减数分类削弱的一系列过渡阶段。在不同类型上,这种削弱可能发生在它的各个阶段上,一直过渡到形成双倍体的核。最后,个别情况下减数分裂开始消失,那时,胚囊母细胞进行有丝分裂。从许多的,常常是人为区分的减数分裂削弱类型中,可以举出三种研究得较详细的类型。

半异型分裂就是减数分裂以下列方式恢复为有丝分裂。缩短了染色体在相当于终变期之后开始分向两极。但是在它们到达两极之前纺锤体就消失了,并且在所有染色体的周围重新形成共同的核膜。这种核称为再生的。以这种方式结束了减数分裂Ⅰ;因此减数分裂Ⅱ之后我们只获得两个核而不是四个;换句话说,产生了含有双倍体核的大孢子二分体。

假均等分裂是在减数分裂的前期也形成了缩短的染色体,中期时这些染色体处于赤道面上。但是整条的染色体并不走向两极,而是象在有丝分裂中一样纵向分裂,因此这种分裂之后,两个子核含有双倍数目的染色体。结果产生双倍体的配子体。

最后,减数分裂的前期可能进行得很正常,但是就在中期之前,即终变期的晚期产生双倍数目的单价染色体。韭菜就(*Allium odorum*)可以作为这种例子,在它的个别胚珠中可以看到类似的现象。

第三个图式表明,在受精方面有两性融合和无融合生殖的中间类型存在。

由于被子植物双受精的结果,两性融合决定了胚和胚乳的有性起源。两性融合的各种形式,决定于参加形成胚乳的极核数目,后者也就决定了胚乳核中染色体的数目。

此外,无融合结籽情况下,即受精作用完全不存在时,胚和胚乳是以无性方式产生的,就是在这种情况下,主要是在胚乳中,染色体的数量也可能产生变化,这主要决定于它的产生方式——或是直接由预先不经融合的极核产生,或是在它们结合之后产生。

最后,假受精可理解为胚是单性生殖形成的,然而胚乳只能通过受精产生。若是这类植物假受精时,将花隔离并预先将雄蕊去掉,则胚囊中失去了受精的可能性,从卵细胞产生的单性生殖胚,由于没有胚乳最后停止了自己进一步的发育,结果种子也就不能形成了。

假若把营养无融合生殖和不定胚现象从真正的无融合生殖概念中除去,则在这种对无融合生殖概念含义的限制下,后者的数量在被子植物上就显著的减少了。那时,只有胚是由雌配子体的任何细胞产生的,而与胚囊本身产生的方式无关的那些植物才具有无融合生殖。

大约在30个科上,曾发现无融合生殖。但是所描述的大多数情况需要在细胞胚胎学上重新研究,以确定真正的无融合生殖植物。假若再把所有值得怀疑的情况,还有不定胚和多胚现象计算在内时,看来,无融合生殖并不是那么普遍的现象。

无疑地,无融合生殖在蕁麻科,蔷薇科,蓼科,瑞香科,金絲桃科,菊科,石蒜科和禾本科上可以看到,看来,并且在桑科,毛茛科,龙胆科,桔梗科上也可看到。同时,无融合生殖并不是对整个属都是典型的,更不用说是科了,而只是对该属的个别种是典型的,例如,蕁麻科中,无融合生殖只在 *Elatostema* 属的两个种上存在,而蓼科上只在 *Atraphaxis frutescens* 种上遇到过。在所有其他科和属上可以看到同样情形。

无融合生殖在蔷薇科、菊科和禾本科中较普遍，但是，即是这些科中它也只是在个别属的少数种上。可以举出有2000多个种的菊科作例子，这个科中，曾在这些属里的个别代表上确定过无融合生殖现象：一年蓬（*Erigeron*），兰草（*Eupatorium*），触须菊（*Antennaria*），蒿属（*Artemisia*），亚尼架（*Arnica*），蒲公英属（*Taraxacum*），山柳菊属（*Hieracium*），黄鹌菜属（*Crepis*）。禾本科中只在下列属中看到无融合生殖现象，即：早熟禾属（*Poa*），拂子茅属（*Calamagrostis*）和米芒属（*Deschampsia*）。

应补充说明，无融合生殖种在一个属的两性融合生殖种中时常只占少数，如在早熟禾属中。不只如此，同一个种里正常有性生殖类型与单性生殖类型可能在同时存在，如草原早熟禾。从以上的叙述可以看出，关于被子植物无融合生殖广泛存在的假设是多么没有根据。

从这些资料中还得出，无融合生殖不能看作为孤立的，与两性融合相对立的现象。

无融合生殖植物的核学揭露，在染色体数目上有很大的多样性。在相应的属中，与组成多倍体系列物种存在的同时（如在委陵菜属（*Potentilla*）中），我们还可看到这样的种，如高山早熟禾（*Poa alpina*）和草原早熟禾（*Poa pratensis*），它们的染色体数目因生长的地区不同而变化。在高山早熟禾（*Poa alpina*）上它变动在33与38之间，有时升高到74，而且在同一生物类型的个别个体中，无融合生殖类型与有性生殖类型染色体数目的变化具有同等程度。这些变动一点也不影响结实率和后代。

草原早熟禾（*Poa pratensis*）上也有类似现象。所研究的80个类型中，双倍染色体的数目摆动在28到124之间，大多数情况下是49到91。在*Poa*属其他种上所观察的类型，也证了染色体数目的变化，但是这些变化可纳入基数是7的多倍体系列中去。

关于无融合生殖在某些程度上是与相应种的染色体数目增长有关的推断，是站不住脚的，因为无融合生殖植物中曾看到有双倍体的（*Potentilla argentea*, *Hieracium gothicum* 等）。

曾进行了试验，以阐明植物的繁殖方式与染色体数目之间，是否存在着任何关系的问题。为了这个目的，曾用秋水仙素将正常有性生殖的双倍体物种 *Hieracium leiophanum* 和一个双倍体无融合生殖的物种 *Hieracium gothicum* 变为四倍体的。染色体数目的加倍以后，就象所预料的一样，两个种都保持了自己最初的繁殖方式，即第一个相应地保持了有性繁殖，而二个是无融合生殖的。

具有双倍数目染色体的双倍体无融合生殖植物的存在同样证明，认为多倍体是促使产生无融合生殖因素之一的说法是没有根据的。

所引用有关无融合生殖植物的简短核学资料肯定地证明，无融合生殖现象与染色体数目并没有联系。不只是 *Poa* 属无融合生殖类型染色体数目的变动，就是两性融合生殖类型染色体数目的变动，也完全不影响植物的本性。以实验的方法使染色体数目加倍，同样也不影响繁殖的方式，在 *Hieracium* 属代表上进行的试验就证明了这一点。也知道其他的情况，例如在 *Allium odorum* 上；这个植物有双倍和四倍体类型，但是，作为这种韭菜主要特性的非专性假受精生殖和多胚现象，对两种类型来说其典型性的程度是相同的。

无融合生殖植物的胚胎学观察说明，雄配子体的发育可能十分正常地进行。仅管举出了 *Poa* 属物种的各别类型，其染色体数目有巨大的变动，但是，它们还是形成了形态和功能了

正常的花粉。当然，无融合生殖种中也看到不少带有退化花粉的代表；而双子叶蕁麻科的无融合生殖植物 *Elatostema sessile*，几乎没有雄株存在。

被子植物无融合生殖种的胚囊，形态上与典型 8 核双极含有卵细胞，两个助细胞，三个反足细胞和两个极核的胚囊并无任何区别。相反地，在无融合生殖植物中，完全没看到过有 16 个或 4 个核的，或是与典型类型有差别的胚囊。

因此，无融合生殖植物的雌配子体，与正常有性繁殖植物的典型胚囊并无区别，无论胚囊产生的方式是怎样，就是说，是直接从孢原细胞产生的，或是从大孢子的其中一个产生的，还是象在无孢子生殖中一样，是从胚珠体细胞产生的。

因此我们应该认为双倍体的胚囊也是配子体，即含有卵细胞（能够不经受精而转变为胚的雌配子）和极核（不经受精，或受精后转变成胚乳）的形成物。在这种假设下我们应该承认，在于无融合生殖中没有单倍体核时期和双倍体核时期相交替的所谓世代交替存在。

虽然无融合生殖植物配子体形成的方式具有适应性，但是，该物种所特有的只是一种类型。如在 *Poa pratensis* 上，遇到双倍体单性生殖，而在 *Poa alpensis* 上——无孢子生殖。

应该指出，在有些无融合生殖植物中，能当花还未开放时胚可能就由卵细胞产生了，例如药用蒲公英（*Taraxacum officinale*）。胚由卵细胞产生比胚乳由极核产生得早的情形，在无融合生殖类型 *Poa pratensis* 上也可遇到。相反地，这个科的有性生殖类型中，胚乳的形成走在卵细胞转变成胚的前面。

下列情况也是值得注意的。虽然已指出，不定胚应归为营养无融合生殖。但是胚在胚珠的胚囊之外时，甚至于在不定胚的情况下也不能分化和获得应有的形态外形，因此，这种情况下从形态和生理方面来看，就是世代交替。不同类型具有单倍体和多倍体形态的事实，应使我们把核时期的交替作为世代交替的主要特征一事，保持谨慎的态度。

可能，无融合生殖最值得注意的特点之一，就是它们中间许多在不同程度上保留了有性特性。最近的研究给这方面提供了令人信服的材料。但是这些研究者孤立地研究性恢复现象，而不是在被子植物有性繁殖的基础上来研究，因此，也就不能作出与所获得资料有关的应有结论来。

无融合生殖植物有性功能的问题可以分为两类现象。假受精过程属于第一类，属于第二类的是，一些无融合生殖植物与卵细胞单性转变为胚的同时，双倍体的卵细胞还能保存与精子结合的能力，并且受精后可以产生原胚，就是说，保存了自己非专性的有性过程。

让我们回到假受精上来，在 *Potentilla* 属的代表上可以看到这个现象的一系列过渡。五倍体类型的委陵菜（*Potentilla collina*），从未受精的卵细胞可以形成由 200 个细胞组成的胚，但是它以后的发育却决定于在这个胚囊中是否形成了由极核受精而产生的胚乳。因此，在去雄而隔离的花中，即不能授粉的花中，胚就死掉了，而且种子也不形成。

六倍体类型的委陵菜（*Potentilla collina*）上，卵细胞不经受精而转变为胚，但卵细胞的分裂只能发生在胚囊的次生核受精之后。

花粉管的影响在 *Potentilla argrophylla* 上特别明显。这个植物的胚珠中，当花芽开放之前一般还没有胚囊；胚囊母细胞死掉了，它们的位置被无孢子生殖起源的胚囊所占据。后者的发育决定于生长的花粉管。这种胚囊的胚本身不经受精而发育。

普通金絲桃（*Hypericum perforatum*）在假受精植物中占有特殊位置。就象任何假受精植

物一样，它由没受精的卵细胞形成胚，而胚乳却只能在受精后才形成。但是 *Hypericum perforatum* 卵细胞也能与精子融合，成为另一种特殊双倍体类型。在这种情况下，所形成胚的染色体数目与一般的不同。

羽衣草 (*Alchemilla arvensis*) 的胚与胚乳显然是未经受精而发育的，花粉管是决定卵细胞转变为胚和极核转变为乳的必须因素。

所引用的例子说明，在无融合生殖和两性融合生殖之间有一系列的过渡。这种情况下，我们应该注意到被子植物受精过程是由两个部分组成的，就是，由配子的结合和合子转向分裂而形成胚。再就是单倍体现象，即在个别情况下，由单倍体的卵细胞单性的形成胚。显然，这与产生了代替花粉管内含物作用的相应条件有关。因此可以这样假定，无融合生殖植物与两性融合生殖植物的区别在于前者形成了新的生物学特性，而使它们免除了配子结合的必要性。

若是假受精时，卵细胞无融合发育成胚，极核必须经过受精作用，则无融合生殖植物的杂交证明，它们的卵细胞保留了产生杂合胚的能力。除了已经引用的金絲桃 (*Hypericum perforatum*) 之外，还可以再指出早熟禾属的种来 (*Poa alpina* 和 *P. pratensis*)。

Poa alpina 有性生殖和无融合生殖类型杂交时曾获得杂种，它的第一代和第二代又表现了染色体数量明显摆动的特点；杂种最主要的特性是有性生殖方式对无融合生殖来说是显性。

Poa pratensis 有性生殖和无融合生殖类型杂交所获得的杂种，以后只以有性方式繁殖。

甚至于两个无融合生殖的亲本类型杂交所产生的杂种，就象在无融合生殖的早熟禾 *Poa pratensis* 和 *Poa alpina* 杂交的种间杂种上所确定的，也发现以有性方式繁殖的特性。

所引用的资料还很不完全，但指明，在研究得比较彻底的无融合生殖属——委陵菜，悬钩子属，早熟禾属，金絲桃属 (*Potentilla*, *Rubus*, *Poa*, *Hypericum*) 上有性过程还继续保留着。杂交时当其中一个或甚至于两个亲本类型都是无融合生殖的时候，由于它们本性的动摇，杂种上重新出现了原始的性过程。因此应认为，无融合生殖植物上无融合生殖并不完全排除有性的特点，并且在杂交时后代有性过程的恢复也不特别复杂。

无融合生殖并不只是在被子植物上过可看到，在藻类，蕨类等植物上也可以看到。因此，自然地得出结论，哪里有减数分裂，那里就会有它的削弱，就是说，非减数分裂。因此，从物种形成立场上来阐明无融合生殖的意义并非毫无兴趣的。这方面流传着两种互相排斥的观点。

根据一种观点，由于在那些形成它们的生态条件下，无融合生殖植物具有多态性，因此是传布很广的一些植物，但是在较长的时间中（地质上的理解），当新的，不同的环境条件出现时，它们很容易转变成古代的遗物。因此，虽然无融合生殖植物具有多态性和传布的能力，但是从进化观点来看，可以认为是没有前途的。

从另一个观点来看，作为失去了双倍与单倍时期交替的无融合生殖植物，等于失去了世代交替中减化程度最大的配子体。因此这些植物与实现有性过程所必须的变化因素——风传粉，昆虫传粉，气候条件等——的偶然性无关。因此，摆脱了阻碍繁殖的条件之后，无融合生殖植物又保留了种子传布的好处。但是 О. И. Хохловский 所提出的这种观点，忽略了杂交的优良作用，自然也就是虚假的了。根据这种观点，认为无融合生殖植物在被子植物进化中

是一群有发展远景的类型。

对无融合生殖在物种形成中的两种估价，都是从虚假的前提出发的，这些前提的基础是把无融合生殖与两性融合绝对的对立起来，并且对环境的作用估计不足。然而从所引用的资料却可以作出这样推断，即本质上这里是一个过程，它向两个相反的方向转化，并且有一系列的逐渐过渡。因此产生了下列的结论。

第一，我们在处于进化上不同阶段的植物界组群中，同时看到配子体的减化和无融合生殖的存在。从单倍体转变为双倍体时，无融合生殖被子植物的配子体完全保留了；以后，单倍体的配子体并不失去了产生单性生殖胚的能力，而双倍体的配子体也不失去由于有性过程的结果形成胚的能力。最后，无融合生殖植物不只是保留了形成种子的能力，同时还保留了典型胚囊的形态面貌。

第二，无融合生殖植物在许多情况下保留了性过程，并且在一定条件下能够恢复性过程，重新转变为两性融合的。

第三，假若不定胚不算在内时，则无融合生殖现象传布得并不广泛。只有不多属的那些具有无融合生殖的种中才有，在大多数种中它带有偶然的性质。

从上述看法中得出，无融合生殖不一定导致产生闭锁的系统，但是也不能认为是被子植物进化远景的新途径。

无融合生殖是繁殖过程的独特现象，如果考虑到它在低级植物类群中也存在时，那么，它在系统发育上也是古老的。

无融合生殖导致形成许多微小的新类型，由于它们在一定条件下可以恢复性过程，并且具有与其他相近类型杂交的能力，它们也可以成为新类型选择的源泉。但是无融合生殖一点也不能认为是在被子植物进化上的一个重要因素。

最后，对不同研究者所获得的有关无融合生殖资料的一般分析，能使观察者得出结论，这些结论是无论如何也放不进形式遗传学图式中去，特别是在关于染色体数目改变的意义，减数分裂的意义，关于世代交替现象的讨论等问题以及关于无融合生殖和两性生殖人为对立的问题上更是这样。

不定胚现象是与无融合生殖相近似的，因为除了胚一般是由受精卵产生以外，在同一个胚囊中多余的胚是以无性方式发育而来的，更不用说个别种中的所有胚都是以无性方式形成的多胚现象了。

多胚现象就是在一个种子中产生几个胚，其中每一个常常都能发育成新的植株。多胚现象产生的途径是多种多样的，因此多胚现象就分为真正的和假的。

当胚囊中只产生一个胚，但是在一个胚珠的珠心中能够同时正常发育的胚囊却是两个，或是更多的，这就假多胚现象。

也知道这种情况，在一个胚珠中以不正常的方式形成了两个珠心，每个珠心中有一个胚囊被共同的珠被包围着。这种偏差也导致多胚现象。最后，也有这种情形，即发育不良的，但是每个都含有一个胚囊的胚珠，融合在一起了。

下列情况属于真多胚现象，即，同一个胚囊中形成几个胚。并且可以区分为下列主要类型。

胚不仅可以由卵细胞发生，同时也可以由助细胞和反足细胞产生。韭菜 (*Allium odo-*

um) 是这种多胚现象的鲜明例子, 这种现象很规律的存在于每个胚囊中。

第二个类型是, 胚只能由卵细胞产生, 但在自己的发育过程中, 它形成一个或几个突起, 这些突起继续发育, 分化为独立的胚。

最后, 第三种产生更多胚的途径是决定于胚珠组织, 即决定于珠心和珠被个别能动细胞的分裂而向胚囊腔中形成突起的能力, 在胚囊中这些突起就转变为所谓的不定胚。

只是在不多的物种上, 多胚是一个经常看到的现象, 在那里多少已经研究过了。但是多胚常常也以偶然的现象出现。这种情况在栽培植物的播种中可以看到, 它是以所谓从一个种子中长出“双生苗”的形式出现的。特别是禾本科植物, 例如在早熟禾属的种上, 或在番椒 (*Capsicum frutescens*) 上, 这种双生苗的核分析提供了它们发生的间接证明。双生苗中, 二倍体植株的近旁时常有一个单倍体的。这种情况下, 显然, 第二个胚是以无配子的方式从助细胞或是反足细胞产生的。

一般, 在同一个胚囊的正形成的许多胚中, 除了正常由卵细胞发生的以外, 其他的都有早期停止自己发育而在种子成熟前死亡的趋势。因此甚至在那些经常出现多胚现象的物种中, 成熟的种子里一般只含有一个能够产生新植株的胚。

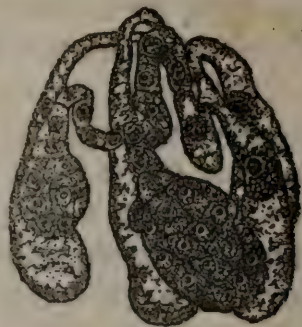
栽培植物中的柑桔科植物上, 多胚现象传播很广泛, 有关这些已在前面讨论多重受精时谈过了。

不定胚是多胚现象中较常见的, 也是研究得较清楚的。对一些植物来说, 多余的胚必须在卵细胞受精之后, 或者至少是授粉之后才产生, 而对另一些来说, 多余胚能独立地发生, 如具有圣诞树叶子的 *Caelebogune*, 的珠心突起伸入胚囊时, 卵器就死掉了, 并且胚乳的单性发育就开始了。这个植物上, 当雌株完全受隔离时, 多胚现象也可以发生 (这个植物是雌雄异株的)。

韭菜 (*Allium odorum*) 在多胚现象中占有特殊位置, 它的胚可以同时由卵细胞, 助细胞和反足细胞产生, 而不定胚从内珠被, 甚至于外珠被产生。 *Allium odorum* 有两个小种——二倍体的和四倍体的, 都同等程度的具有多胚现象。胚囊中总是有两个胚是不经受精而产生的。一个由卵细胞而另一个由中间的反足细胞, 后者具有卵细胞一切的形态特征; 这种胚的无性形成, 是由设置相应的排除了授粉和受精可能性的试验所证明的。

但是, 胚也可能由任何一个助细胞和其他的反足细胞产生, 然而这种情形很少。也有不定胚现象。一般由直接靠近胚囊的内珠被能动细胞产生这种胚的原始体, 这种细胞靠了吸收珠心细胞而急剧增长。有时, 不定胚的原始体也可以由外珠被的细胞产生。

结果在 *Allium odorum* 胚囊发育的一定时期, 可以看到其中有五个胚, 就是: 一个由卵细胞产生的正常的, 三个由反足细胞产生的和一个不定胚。但是, 当种子快成熟时, 一般只保留一个正常的胚, 而有时也有第二个, 可能是不定胚。



兰 (*Eulophea epidendrea*), 附生植物。
(根据 B. Swamy)

一个胚, 早期发育时, 分离而成两个胚, 同时还由几个长在一起和膨大的胚柄细胞形成了吸器。

正如前面在胚乳一章中详细提到的，只有当花粉管进入胚囊以及极核受精之后，韭菜的种子才能形成。这样，当胚可以由胚囊中任何一个细胞独立的形成时，这个植物的胚乳只能受精之后才形成。

被子植物多胚现象的研究实验资料很有限，因此还不可能建立有关它产生的任何假说。显然，它与花粉管的进入胚囊并不总是有直接关系的，因为有些情况下，它的产生与这个过程并无关系。

认为多胚现象的产生是由于坏死激素的作用，就象 Haberlandt 所假设的那样是没有根据的。由于胚囊的生长，珠心细胞破坏的产物是一切植物都有的，但是在那些植物上，从来也没有过多胚现象。将多胚的产生，与过多的可塑性物质进入胚珠联系起来，更少有根据。

应该顺便指出，产生不定胚原始体体质组织的能动细胞，很早就与所有邻近细胞不同，它们具有浓的细胞质和更深的颜色，证明能动细胞过渡到与分生组织相似的状态去了。



图34. 用 *Nicotiana glauca* 花授粉的
山烟胚囊
(根据 Я. С. Модилевский)。

在胚囊中，除了三核的不定胚和七个核以外，没有看到其他形态成分。



图35. 韭菜——*Allium odoratum*
(根据 Я. С. Модилевский)。

a—韭菜的胚囊，其中一个胚由卵细胞发育而来，三个胚由三个反足细胞发育而来，和一个不定胚；极核没有产生胚乳；b—去雄花中退化的胚珠，胚囊皱缩，还含有一个多细胞的没死的胚。

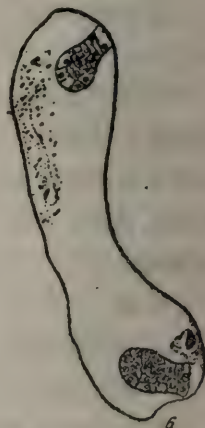


图36. 韭菜——*Allium odoratum*
(根据 Я. С. Модилевский)。

a—韭菜受精后的胚囊，带有两个胚，由卵细胞和反足细胞产生，胚囊中有靠壁的一层胚乳核；b—韭菜去雄花的没受精胚囊，带有两个从卵细胞和反足细胞产生的胚，没有胚乳的任何征状；只看到已退化极核的极少痕迹。

Haberlandt 用针刺和压子房的方法，在拉马克月见草 (*Oenothera Lamarckiana*) 上获得人工不定胚的试验，其他研究者没能重复出来。我们在 *Nicotiana* 属上的类似试验（关于这些，已在胚乳一章中详细谈过），产生了早期发育的单性生殖胚乳，而在极少情况下，从反足细胞也获得了不定胚，但是没能使卵细胞分裂而使它转变为胚。

既然胚的发育是与胚乳的发育密切相关的，则多胚的产生，可能，应该与个别胚囊中含有物质总体的特殊性联系起来。但是这种作用的强度看来延续不够长久，因为最后除了正常的胚以外，大多数的多余胚相当早就停止了自己的发育而退化了；完全可能，所有产生的胚继续发育时，营养物质的不足在后期也发生了影响。

单性结实现象很早就注意到了，因为形成无籽果实是人类很久以来栽培的一些果树和其他植物的特性。植物学早在 X Ⅶ 世纪末叶就提到了单性结实。

“单性结实”这个名词是 X X 世纪初引用的，为的是指出与单性生殖的相似和区别来。这个概念，包括了所有没授粉而产生无籽果实的情形。这个概念的含意以后再来精确化。

起初单性结实区分为两种果实的形成类型：不经授粉，或者没有存在任何其他的刺激剂而产生果实时，就是营养类型，由于授粉或者其他刺激的作用而产生果实时，就是刺激型的。

现在有些人把很大范围的一些现象纳入“单性结实”的概念中去，并且认为单性结实不只是不经受精而形成无果实的过程。假若果实的产生是由于受精的结果，但是胚败育了，则对这种变化还引用了“狭义胚乳结实” (*Стеноспермокарпия*) (?) 的名词。但是，如果没有详细的细胞胚胎学检定，很难准确地断定单性结实的类型。假若只是以外表的鉴定作根据，则柑桔科植物上所确定的情形就使问题更复杂了，例如柑桔科植物的果实可以不经受精而产生，但有种子，并且还含有以不定胚方式产生的胚。

曾在一些被子植物的代表上发现自然的单性结实，它们的数目超过 70 个种，若考虑到它们中间多是具有许多品种的果树，如柑桔植物，苹果，梨，葡萄，凤梨，香蕉等，则具有单性结实特性的类型还要增多。

单性结实与实践任务有关，因为在果树栽培中，某些情况下想要获得无籽果实。在柑桔植物方面有一定的成就。

葫芦科植物中也有单性结实的存在。如，某些品种的黄瓜 (*Cucumis sativus*) 当排除了授粉的可能性时，曾看到完全无籽的果实，在另一些品种上种籽保留的数量不多，大约是 10%。用匍匐黄瓜所作的试验证明，在限量光照下即使是授粉它们也产生无籽果实，而在适宜光照下产生正常果实。

某些南瓜 (*Cucurbita pepo*) 品种，在正确的隔离下也产生了无籽果实；但是由秋花的子房中获得了良好的结果，秋花子房产生了没有一个种籽的正常大小的南瓜。由开花始期和中期花的子房中，或是完全没形成单性结实的果实，或是只在接近秋天时才开始形成；但是这些果实没达到成熟就脱落了。

梨 (*Pyrus communis*) 上也存在单性结实，当排除了授粉可能性时，在隔离条件下某些品种形成了无籽果实，另一些品种产生了限量的无籽果实。相反地，正常的果实一般是在异花授粉时产生的。

当 Lebruns Rutterbine 品种梨的雌蕊和柱头受到霜冻的伤害而子房未受伤害时，子

房就发育成为果实，其果心或是完全没有，或是发育得很弱。И.В.米丘林在他所培育的米丘林·布瑞，冬季梨上的观察是值得注意的。这个品种在正常的发育条件下总是含有种子。但是米丘林曾确定在下列情况下形成了无籽果实，这种果实的形成是由于春天开花时，曾发生 -3°C 的霜冻。霜冻并没影响结果实，但那年的果实中完全没有种子。这种果实的果肉较松散，重量比正常的小，然而大小还和普通的一样。在另一种情况下，梨花象鼻虫伤害了所有的花。果实仍然形成了，但是它们都是单性结实的，因为它们没有种籽。

苹果 (*Pyrus malus*) 也有单性结实的情形。它有时出现在自花授粉时，这些无籽果实的大小达到正常有种子果实 $\frac{2}{3}$ 。

在这方面，B.И.米丘林杂交两个苹果品种时所确定的单性果实情形，是值得注意的。米丘林无籽果实的苹果品种是米丘林把无籽的柯姆辛 (Комсин) 品种与斯科利扎别勒 (скрижапель) 品种杂交获得的。柯姆辛品种果实的种室发育得如此不好，以至于在各别果实中几乎看不到它，而室中的种子或者是完全不存在，或者是处于原始状态。用柯姆辛品种花粉给斯科利扎别勒品种的子房授粉，后者具有种子，并且苗木的质量很高，结果米丘林获得了米丘林无籽果实的品种，新品种的大多数果实中不形成种子，因为它不能以自己的花粉授粉。假若这个苹果树的子房被其他品种的花粉授粉，则会出现一些种子。

在苹果上，下列试验所确定的独特相关情形是吸引人的。一些枝条曾因隔离而没授粉，同样的另一些枝条曾正常的授粉。这种情况下授粉子房结出了大量有种子的果实，而隔离的枝条完全没结实。假若树上只剩下了没授粉的花，则就由它们产生了单性结实的果实。

已知，有一些葡萄品种的浆果也没有种子。其中有两种类型：有些品种是严格单性结实的，而另一些是过经受精的，受精后紧接着就出现了种子的早期败育，就是说这些葡萄品种属于“狭义胚乳结实”的果实。

某些桃 (*Prunus persica*) 也曾发现有形成无籽果实的趋势。其中一个品种有 $\frac{1}{3}$ 去雄而隔离的花产生了单性结实的果实，当用其他花授粉时，单性结实的果实数日达到了85%；甚至于正常授粉下，单性结实的果实也有34—42%。

已知，热带果树中，凤梨 (*Ananas sativus*) 的品种总是没有种子的。这个植物单性结实的机制是由于花粉管很快地停止了自己的生长而到不了胚珠中去。品种间杂交时，胚胎学过程正常地进行。在野生种的凤梨上也看到这种情形。

香蕉 (*Musa sapientium*) 的花序有三种类型的花：基部的是雌的，最先开放，产生果实；中部的一般是正常的，不产生可用的果实；上部的大部分是雄的，当下部的果实不成熟时上部雄的就不开放。试验证明，授粉对获得香蕉果实说是不必要的。带有珠被和珠心的胚珠中大部分没有胚囊。

当研究自然界中的单性结实时，研究者们试图作各种的试验，例如葡萄茎的环割，刺激柱头，改变植物营养条件等，其目的在于阐明这个现象的本性。用实验方法获得单性结实的果实的新尝试中应该指出生长素的应用来。

看来，单性结实与气候因素有一定的联系。如，某些甜橙和葡萄柚的品种，在加利福尼亚产生单性结实的果实，而在弗洛里德就产生正常的了。营养条件和单性结实也有关系，上面所指出的环割和果树的茂盛状况就是证明。换句话说，单性结实的出现需要更好的条件。

为了阐明决定产生单性结实的机制，最好是把正常有种子果实的发育与单性结实果实的发育比较一下。大多数研究者认为，在胚珠发育成种子和子房转变为果实之间存在相关关系。这方面，有些试探性的观察。苹果果实中的种子数量逐渐增多时，其渗透压就增加。具有发达输导系统的粗枝条上，含有少量种子的苹果继续在发育，但是细枝条上，只有含有大量种子的苹果才能继续发育。由此得出结论，种子以某种方式促进营养物质的流入。因此没有种子的果实，只有在大量营养物质流入的情况下才能形成。

预先用生长素喷射年幼的果实，可以降低它们过早脱落的百分数。这样，就出现了假设，即大量的种子使得果实脱落减少，并且保证了供给果实相应的物质总体。

根据 А.С.Серейский 的试验，当去掉梨和苹果果实的带有胚珠和胎座的中心部分时，果实就停止了发育，但是当将含有生长素的羊毛脂注入果实的腔中时，生长就恢复了。其他的研究者也证明，正发育果实的种子在自己物质总体中，含有活性物质。

下列的试验证明了花粉管内含物在结实中的作用。假若把用同一个种花粉授粉的茄子或是黄瓜花柱，在花粉管还没长到子房腔中时割掉，当这些花粉管已经穿过了所有的花柱时，则虽然受精作用消失了，但子房开始发育。一些用活性特别强的，如某些兰科植物，撞羽朝颜等植物的花粉所作的类似试验证明，雌蕊和花粉管进行相互的作用（见授粉一章）。

类似的观察证明，倾向于单性结实的植物，应该具有一种异常性质的代谢，它提供了在某些情况下不经受精，并且时常不经授粉而结实的可能性。

第九章

有关被子植物胚囊起源的问题

试图解释被子植物胚囊形成途径的胚胎学者的处境，比古生物学者和考古学者还要复杂，后者在自己的探索中，被迫不放过一个久远的和间接的可能性，来填充那些有机界发展编年史中的空白，这些空白在他们的工作过程中是常常碰到的。因此我们认为，在尝试追究被子植物胚囊的过去时，应该允许注意它在现代裸子植物和被子植物上的独特性以及在这些特性中找出任何一些反映被子植物胚囊过去形成途径的作法。同时还设想，解决这个任务时，除了形态学的性状以外，与生殖生理有关的，特别是与受精有关的资料是会有些帮助的。

在最近半个世纪以来，对被子植物胚囊的起源给予了很大的注意，但是，所提出的理论，由于没有可靠的基础资料，而继续带有臆测的性质。

主要的有Porsch理论和买麻藤目理论。虽然这两个被子植物胚囊起源的理论很早就提出来了，但是两个理论的支技者继续在寻找新的论据，来巩固相应的假说，然而并没有给这个领域来任何新的东西。

奇怪的是，每一个巨大的胚胎学研究之后，不但没有减少了，相反地，却更加大了裸子植物与被子植物之间在系统发育上的距离。的确，当Hofmeister证实了被子植物胚囊构造的主要特征时，则发现，后者与裸子植物雌配子体有本质上的区别。

Hofmeister在系统发育研究的这个部分中，使所提出的植物界类群之间的深渊加大了，不是缩小了。

Навашин在被子植物上所发现的双受精也有同样的命运。从这时候起，在被子植物和裸子植物雌配子体成分之间，寻找相同之处的尝试和确定被子植物胚囊产生的途径就更困难了。

原来，假若裸子植物的主要代表上，带有颈卵器的胚囊和单倍体的胚乳，很容易地可以由蕨类植物的配子体引伸出来时，则由裸子植物向被子植物胚囊的过渡就碰到了阻碍。对它们来说，共同的是都有卵细胞，受精后能够发育成胚。至于谈到裸子植物与被子植物胚囊中其他成分的形态，则它们是如此的不同，而使得从统一的观点上来比较它们极为困难。

根据Porsch的理论，卵器和上部的极核还有由三个反足细胞组成的小组和下部的极核，相当于裸子植物配子体（胚囊）的两个颈卵器。至于说到原叶体组织，则在被子植物上，毫无痕迹的消失了，并且以两个极核代替了类似的腹沟细胞。

上部颈卵器的构造具有下列形状：两个助细胞是孔道细胞，而极核相当于腹沟细胞。

既然反足細胞可以具有卵器的形状，并且在个别情况下可以产生胚，则根据Porsch的理论，可以认为合点的一组与第二个颈卵器是相同的。

Porsch理论的反对者提出了一些反駁，其中主要的归納如下。

裸子植物高等代表买麻藤目(Gnetales)已经沒有在形态上明显的颈卵器了，然而胚乳一部分以单倍体核的形式，一部分以細胞形式还存在着。在这样的条件下，当被子植物的单倍体胚乳已完全消失了，却还保留着变形的颈卵器，即便是变形的，也是很少有可能的。

进一步来说，正常的颈卵器中腹沟細胞核总是在卵细胞上面，而在被子植物上它变成了极核，并且处于变态的颈卵器系统（卵器）之外了。

再者，腹沟核在颈卵器植物上基本不执行任何功能，而在被子植物上它却是在性行为的基础上，建成多倍体胚乳的活跃原料了。

颈卵器植物的进化过程中，孔道细胞是逐渐退化的；然而在被子植物中，看来，它们作为助细胞又重新获得对移动的花粉管产生向化作用以及形成溶解花粉管壁酶的能力，而且个别情况下，在功能上成了正常的配子，而转变成胚。

最后，以反足细胞形式存在的被子植物下部颈卵器是多变的，这也不是裸子植物颈卵器所具有的特性。

根据Porsch理论，假若对被子植物单孢子的胚囊来说一定存在着两个颈卵器时，则对四孢子 Adoxa 类型就要作这样的假定，即与孔道细胞相当的助细胞核是由一个大孢子核产生的，而卵细胞核和上部极核（与腹沟细胞相当）是由另一个大孢子核形成的。换句话说，在这种情况下，颈卵器可能相当于不同数量的潜在原叶体。所有这些矛盾就使Porsch的理论成为根据不足的了。

另一个理论是，采用了裸子植物中接近买麻藤目的类型作为被子植物类型胚囊起源的代表，但它也摆脱不了同样多的矛盾。

买麻藤目和被子植物胚囊相似之处可归納如下。

两者的胚囊，在自己的起源上都可能是单孢子，双孢子，或四孢子的，而裸子植物所有其他类型却总是由一个大孢子产生的。

若是裸子植物成熟胚囊的形成是与大孢子核许多次分裂有关的，而被子植物分裂只有三次，则买麻藤目有8—10次分裂，这就使它们在这方面与被子植物有些相近。买麻藤目的核处于胚囊的周边区域，胚囊中形成大液胞，而且上部边缘的个别核增长，被细胞质所包围，转变成卵细胞。虽然胚乳的初生细胞，可以在少数核周围形成，例如在Gnetum上，但是它的主要部分只有在卵细胞受精后才产生。

但是，所有这些相似的成分，其本身也是不充分和相对的。还没有能克服的主要困难就是，就如所有其他裸子植物一样，买麻藤目的胚乳是在受精前形成的，而被子植物的胚乳就象卵细胞一样，是由于性行为而产生的，因此彼此是有区别的。

被子植物胚囊起源于与买麻藤目相近类型的支持者，还看到另一个有利于这个理论的论据，即买麻藤目生殖器官形态解剖资料与胡椒科(Piperaceae)和胡桃目(Junglandales)的生殖器官形态解剖资料之间，观察到某些可以等同起来的相似之处。

特别是，在Gnetales上看到开花后假心皮在种子周围完全闭合起来，于是这个阶段结

束后它们就象被子植物一样了。

买麻藤目上，由伸长的珠被所形成的管有次生性质，因为它是由珠被基部的居间生长产生的。若是珠被很短，则花就会以假心皮捕捉花粉，而Gnetum的这种代表在自己的形态特性上可以算为被子植物，例如放在Piperaceae目中，后者具有雌花，在构造上与Gnetum相近，但没有伸长的珠被。

由于将有关Piperaceae, Juglandales, Myricaceae代表的珠柄，花轴和输导束起源资料与Gnetales资料比较的结果，就对把裸子植物与被子植物绝然分开的正确性发生了怀疑。

对捕捉花粉的花器官分析证明，珠心的伸长可以使它由珠被和假心皮中突现出来，如在Arcuaria和某些Podocarpaceae上。珠被的顶端突出在假心皮之上可以执行柱头的功能，就象在Gnetales上一样。被子植物以带有突起的柱头捕捉花粉。在Ephedra和Gnetum上，假心皮的顶端具有突起，就象被子植物柱头一样，就是说，可以确认，Gnetales上有类似柱头的东西。

没有一个裸子植物的花粉管是穿过活的组织到达大孢子囊的，它是在充满大气的空间中移动。某些被子植物，特别是杨梅(Myrica)也有类似的现象，它的心皮没有完全长合，沿着花柱轴有狭窄的孔道，这个空间对花粉管移动来说是足够的了。只有花粉管穿过了花柱之后它的孔道才关闭。因此象杨梅这种植物好象只有在授粉之后才成为被子植物，而在这以前还有某些理由算为裸子植物，因为它的珠心处于与大气直接接触的地位，并且花粉管走向珠心时是在空气的环境中移动。

番荔枝科(Anonaceae)种的花柱中也有在柱头基部开放的孔道，例如Artabotrys odoratissima和Anona cherimolia，它们的孔道和雌蕊腔中曾发现花粉粒。花兰科(Burseraceae)的菝葜，在不同深度的花柱中，曾发现从外面落入的花粉粒，甚至曾证实过花粉粒在胚珠表面上可以发芽。

不再去谈论为了比较买麻藤目和被子植物而引用的其它形态解剖资料了，应该指出，这些形态学的补充资料并取消不了前面已指出的，被子植物和买麻藤目胚囊在胚胎学上的主要差别。所引用的材料不如说是证实了被子植物的祖先在转变为被子植物时，与买麻藤目相似特性的发育是平行进行地，是经历了大约类似的途径，同样地，它也形成了新的适应性以进行胚珠的间接受精，这是由于胚珠与外界环境隔绝了的缘故。

上面所叙述的被子植物胚囊起源理论，只是根据形态性状的比较。然而，认为被子植物胚囊形成也与它功能的新分化有关的论断，恐怕是不会遭到反对的。双受精作用、胚乳、胚与种子和果实形成之间的复杂相关关系就证明了这点。

上述两个理论的支持者，虽然还有许多保留的条件，但都沉默地从自己论点出发，而认为被子植物在进化过程中应该顺序的经过形态成分变化的阶段，而这些形态成分是与在现代的裸子植物代表上所看到的相似，特别是与在Gnetales目上所看到的相似。

但是这样假定会更自然些，即被子植物胚囊有自己的独立的发育途径。后者的起点形式应该是某种原始类型，它平行地也产生了在现代裸子植物上所看到的各种形状的胚囊。

换句话说，被子植物胚囊的发育阶段可能与某些裸子植物的发育阶段相近，但是

不能确定具有类似功能的胚囊成分是同质的形成物，还是趋向一致的结果。

再者，买麻藤理论和Porsch理论的支持者，在自己论述中只从两种类型胚囊的形态性状出发，忽视了一个重要的情况。两种类型中，不只是胚乳形成的方式有根本的区别，而且胚囊在功能上也有明显的区别，被子植物胚乳的生理作用逐渐复杂化了。

两个理论的支持者，对胚囊和胚乳组织的复杂化没有给予应有的注意，在这些相应的观察中，只是指出了与“基本”类型不同的独特偏差。为了阐述我们的想法，首先指出下列事实。大多数裸子植物，例如在松柏目和麻黄属植物上，胚乳的形成只是以单倍体时期的形式均匀的进行着；百岁兰胚乳的发育经过两个时期，其中第一个时期以形成每个细胞中带有几个单倍体核的细胞胚乳而结束，第二个时期是在每个细胞中形成一个多倍体的核；但是，就是第二个时期也是在受精前结束的。Gnetum有进一步的复杂化。这里同样有两个时期：第一个时期中，细胞形式的单倍体胚乳只在胚囊的下部形成，整个的细胞胚乳只有在第二个时期才产生，同时中央液胞也就消失了；Gnetum的第二个时期只有卵细胞受精之后才发生。

所列举的裸子植物胚乳形成复杂化的例子具有一个共同特性：即它的发育并不直接与性行为相联系着。但是被子植物上，除了无融合生殖情况以外，胚乳是有性过程的结果。

这个生物学特性对被子植物的胚乳是这样的典型，以至于某些无融合生殖植物形成单性生殖和无配子生殖的胚时，而胚乳只能是完全受精后才形成，就是说极核与精子结合（假受精现象）之后才形成。

因此，在阐明被子植物胚囊产生途径时，我们不应该忽略与它的形态特性紧密相关的新功能特征，即双受精过程。既然被子植物的胚囊尽管是多种多样，但都具有双受精过程（极个别的情况下，带有次生性质），则很自然地就会假定，被子植物双受精过程在这个门的发育起源时就产生了。

这种情况下就出现了这样的假设，即与现代裸子植物亲缘上相近的胚囊类型，不可能是被子植物胚囊的原始类型。

裸子植物胚囊是这门中独立的，并且是进化完成了的类型，而买麻藤目的胚囊应该认为是在进化过程中，早期分支出来的变异。

因此，以后的叙述中我们将从这样的假定出发，即在进化发育很早的某个时期，裸子植物与被子植物胚囊形成的独立过程已经开始了；并且某种原始异形孢子类型（大概是靠近裸蕨类植物）的雌配子体是这两种类型的原始形态。

由这种原始雌配子体，可能在最初就开始了被子植物独特的发育方式，那时，产生了还不完善和精确的双受精原始类型。

而且我们还从这种想法出发，即我们在现代被子植物上所看到的双受精过程，不是突然就以完整的形式出现的，而是从某些分化较小的受精变异逐渐形成的，为了与双受精（二价的）区别起见，称之为多价的。

有哪些现在已知的裸子植物和被子植物胚胎学资料，我们可以用来作为上述论据和阐明假设途径（它导致形成了现代胚囊的形态和生理特征）情形的间接根据呢？

第一个后来会有重要意义的现象，应该认为是由小孢子精子囊细胞，成对的形成雄性细胞。如在苏铁科（Cycadaceae）上，甚至配子体还保留有古代征状（运动器官）时，它们也

是出现两个。若是 *Microcycas calocoma* 形成 16—20 个鞭毛核，则最初也是先由精子囊细胞产生相应细胞的一半。

假若进一步注意到被子植物胚囊具有高度的可塑性，并且假定这个特性是从它们的祖先那里继承下来的，则应想到这种初生胚囊中，可能具有大约同样性质的各种变化：或者是初生胚囊中，起先典型颈卵器细胞结构的专化消失了，结果产生了买麻藤目的次生结构，然后在类似的胚囊中重新又出现了细胞的结构，结果形成了被子植物的胚囊（这种假定很少有可能）；或者是被子植物胚囊是直接由某种原始的发育而来，从后者还产生了裸子植物的各种类型胚囊。我们以后就从这种假设出发。

简短的分析一下买麻藤目是向那些方向变异的，可以帮助理解被子植物胚囊自己独立而平行地由原始类型发育而来的途径，它经过了那些相似阶段，以便进行某些推测。首先让我们看看颈卵器。

麻黄 (*Ephedra*) 还保留着颈卵器，但是已减化了，卵细胞上面已经没有腹沟细胞，而只有核。

买麻藤 (*Gnetum*) 上颈卵器完全不存在，而百岁兰的珠孔细胞——胚囊的突起——相当于颈卵器。因此，在这两个科的代表上，卵细胞没有被辅助细胞所包围。在买麻藤上，不是有几个卵细胞，每个处于一个颈卵器中，而是形成几个孤立的卵细胞，而百岁兰的上述形成物伸长为管状，并且执行雌配子的功能。

大概，买麻藤目植物不是直接从现代裸子植物所具有的典型颈卵器简化成这种卵细胞和改变了的卵器，而是由某种原始裸子植物，形态不同的配子体经过改变而来的。

买麻藤目卵器的另一个胚胎学特性是倾向于产生多胚现象，的确，在买麻藤上由于有几个花粉管长入胚囊，就产生好几个胚。

麻黄卵细胞核被一个精子受精后分裂三次。由这个合子所产生的 8 个核中每一个都形成单独胚的原始体。

但是多胚现象并不使成熟的种子中形成许多胚，因为只有一个胚成活。

买麻藤目在胚胎学上研究得还很不够。有一些关于麻黄科 (*Ephedraceae*) 的叙述，例如，*Ephedra campylopoda* 的一个精子与卵细胞结合，而另一个可以与相当于腹沟细胞的核结合，麻黄的这个细胞不是独立的，因为这两个核之间已经不形成隔膜了。这样一来，在麻黄上好象产生类似双受精的过程。是否值得将此种现象与麻黄所特有的多胚现象联系起来，还不清楚，买麻藤植物上多胚现象的倾向性好象指明，显花植物胚囊形成时产生这种现象（同一个雄配子体的精子参加受精作用）的一定可能性，关于这些下面较详细的谈谈。

经常在某些买麻藤目代表上出现的多胚现象，可能是一个合子 (*Ephedra*)，或几个合子 (*Gnetum*) 的产物。但是买麻藤目多胚现象中所有的胚在形态和功能上都是相似的。这里是还没化分的多胚现象。然而，如果认为由于性行为而产生的被子植物胚乳是第二个胚，那么就是分化的多胚类型。

买麻藤目雌配子体胚乳命运中的一些独特性质也是值得注意的。

首先，大多数买麻藤目植物胚乳的构造在受精前和受精后是不同的。

松柏目胚乳的形成在受精前就结束了，它是一种均一的组织。在买麻藤目上受精前雌原

叶体或者完全是核组成的，或者合点部分的胚乳成为细胞型的，大部分的胚囊含有靠壁的一层细胞质和还没分化的核。一个或几个核分化产生卵细胞原始体，每个核周围都有一部分细胞质，以这种方式分开。在其它胚乳核之间只有受精后才出现隔膜，那时整个壁囊中央腔完全充满了细胞胚乳的组织。

百岁兰上最初形成核胚乳。以后它转变成细胞型的，但是每一个细胞含有好几个初生核。接着胚乳发育的第二个时期就开始了。每个细胞中的所有核结合在一起；受精后这个次生胚乳开始急剧的分裂。

因此，我们在买麻藤目上，看到雌配子体下列胚胎学和细胞学的新特征，在某种程度上它们与被子植物相似。

第一，受精时看到有一个以上精子参加的趋势；第二，由此现象而导出的产生多胚现象的倾向性；第三，受精前后胚乳形态状况的不同。

在被子植物上，我们提出胚囊的下列特征，根据我们的意见可以利用来研究它的系统发育。

现代被子植物代表胚囊的高度可塑性还有它们在形态和细胞学上的多样性，可以作为这种想象途径的间接说明，即，具有双受精特性的现代典型胚囊，是经过哪些途径形成的。

指出现代胚囊由卵细胞和两个助细胞(在异常情况下，后者数目有多有少)具有形成卵器的性能，指出可以由不只是三个，而是从一个到几十个和几百个细胞奠定反足细胞的性能，形成象卵器一样的侧壁补充细胞群的性能。再指出胚囊中精子与不同数目的极核结合而形成胚乳的性能；这些极核可能是一个(*Oenotheraceae*)，两个(在典型胚囊中)，四个(*Euphorbia*等)，七个(*Gunneraceae*)，一直到8—15个(*Peperomia*)；并且这些极核某些情况下是受精时彼此结合在一起，而另一些情况下，还在受精前就结合在一起了。

最后，*Euphorbia dulcis*类型胚囊，或更著名些是被称为*Fritillaria*类型，在它的形成过程中合点部分具有插入的核结合情形。

叙述了裸子植物和被子植物胚囊最典型的特征之后，现在来想象一下近代被子植物胚囊的形成途径。

原始的胚囊可以想象为先以多核状态，即多核细胞状态存在的，而以后才是多细胞状态的形成物。不同的分枝中由核状态转向细胞状态的时间有所不同。某些上这个过程可能早些，在另一些上这个过程要晚些。这种情况就会相应地影响原始胚囊形态的分化，并且使显花植物不同分枝中的胚囊构造产生差别。

假若胚囊很早地转向细胞结构，则精子较容易使靠近珠孔一端的细胞受精。这种方式就提供了使胚囊中产生极性的条件，这种极性决定了胚囊细胞的分化以及卵细胞向珠孔一端的集中以便于受精。否则花粉管就要形成穿过原叶体细胞间隙长入内部的适应性。

自然，处于多少简化了的颈卵器(裸子植物)中，具有卵细胞功能的细胞正是集中在珠孔一端。胚囊的这种形成方式与它很早地(在受精前或与受精无关)转向细胞状态有关系。

具有原始胚囊的其他被子植物代表，由核状态转向细胞状态的过渡较晚。那时，它就在进化最晚的分枝中产生了一系列独特性质的适应性，这些适应性对调整胚的营养是有利的。

这种情况下，与胚乳形成有关的胚胎学过程是分2—3个阶段进行的。Cuatrecasas和Welwitschia可以作为例子。已指出，前者胚乳形成的结束时期是在受精之后，然而与受精没有直接关系，换句话说，胚乳最后的形成不经过它的任何核与精子的结合。

最后，第三类具有原始胚囊的植物中，原叶体的核状态保留的时间比上述的要长些。

进化过程中所产生的这种胚囊类型的各种变异中，那些已经在它的组成成分之间，开始了功能上独特分工的类型是具有生命力的。

我们在现代被子植物和百岁兰上看到多倍体的胚乳。在前者是性行为产物，后者的形成与有性过程无关，并且是在卵细胞受精之前，这些事实引出了这种想法，即形成多倍体核的类似倾向已经在原始胚囊中存在着了，不过它的核状态拖得很长。

因此，受精作用开始时，任何一个精子可以与一个初生单倍体核结合，或者是同时与这样的两个和更多的核结合，或者是与由两个和更多的单倍体核已经预先结合的多倍体核结合。

在这种多价性的受精作用中，两个异性配子的结合保证了合子的形成和协调的胚发育。精子与一个，两个和更多的单倍体核还有多倍体核的结合，就使胚囊中除了胚以外还产生了一个形成物，在该情况下它是有性起源多倍体核类型的。看来，有性过程产生的多倍体核与没受精的核比较，其生活力更强些，它们组成了正形成种子的胚乳细胞组织。

在这里顺便提一下，就是被子植物双受精时，第二个精子与极核的结合也有三种方式。某些种上，精子首先与一个极核结合，然后第二个极核再与已结合的核融合；在另一些种上，它与所有存在的极核同时结合；最后，在第三类的种上，首先极核融合为一个胚囊次生核，然后它才被精子受精。

原始胚囊的胚以及胚乳形成的胚胎过程，由于进化的结果就成了这种样子。

靠近壁的，主要是珠孔一端的单倍体核，受精后，由于受精核周围出现细胞质团，分泌出膜，并且附着在胚囊壁上，就分化为合子。

两性融合的胚乳核它的命运是不同的。由于与精子的结合而获得更强烈的分裂活动，这些核又在胚囊中占主要部分，就使其余的核退化，并把它用作为自己的养料。以后的进化过程中，初生单倍体核在原始胚囊中的数目越来越少，一直减最少为止，同时由于双受精的结果，后生两性融合多倍体的胚乳就巩固了。

已指出，受精作用沿着裸子植物的路线前进，就产生了部分的多胚现象，即产生了形态学和核学上相同的胚；例如在买麻藤上。

被子植物原始类型胚囊也有产生多胚的倾向，由于双受精的出现，就使更高级的多胚现象巩固下来，并且成为规律性的。由卵细胞产生的胚变成了协调的，形状上分化的形成物，一般分化为主要器官，而由中央核形成的胚仍然处在低级的分化状态，以层次的形式出现。

这就是两个在形态和功能上不同的胚，它们在被子上以规律的独特多胚现象的形式出现，我们称之为分化的二胚现象，或者是异质的二胚性。后者一开始产生就由于一系列的原因而对显花植物的新分支是有利的。

第一，被子植物胚营养的性质改变了。它的胚乳不象在裸子植物上那样，只带有从母体生物体起源的单方面性质；新的胚乳是父本与母本原始体结合的产物。这种两性融合的胚

乳具有一种优越性，即在遗传的亲缘关系上它与胚相近，因为胚和胚乳就象双胞胎一样有共同的起源。因此在质量方面更适合于供给胚营养。

第二，作为有性结合产物，多倍体两性融合的胚乳比珠心和珠被细胞更强地向胚囊腔吸取营养和特殊物质，这就在数量上保证了胚的营养。

第三，由于上述的情况，两性融合的胚乳不只是成了调节胚乳和胚之间相互关系的媒介，它还是调节正形成的种子、果实、胚和母体植株之间相互关系的媒介。例如某些现代被子植物上产生的体质不孕现象，就是这种新性质存在的证明。类似的情况下，例如在苜蓿或者是曼陀罗上，由于胚乳的削弱，胚就退化了，同时胚珠体细胞组织也就增长，这在胚乳一章中已谈过了。

第四，母体植株更合理地分配可塑性物质；后者只进入那些含有因受精而产生的胚的胚珠中去。

第五，遗传上与胚相近的胚乳给胚创造了良好的形成条件。胚就以这种方式保持不受变化的外界生态因素的作用，虽然正形成的胚具有可塑性，但是这种情况就促使新个体保存了种的特征也保证了它遗传稳定性。

由所叙述的得出，原始胚囊向现代被子植物胚囊发育的途径决定于两个主要原因：第一个是原始胚囊由于核状态过渡到细胞状态的延迟；第二个是受精作用新形式的出现，一个以上的精子参加这个过程是它的特征。

被子植物胚囊新类型在自己形成的早期阶段，可能还带有一些初生胚囊的原始性状。卵细胞的数目可能有明显地变化，并且它们处于胚囊的边缘。以后它们的数目减少了，它们的位置大半决定于两个因素。处于珠孔一端的受精可能性增多，而处于合点一端的得到了较好的营养条件，结果胚逐渐几乎只在珠孔一端形成，而反足细胞的这种能力显著削弱；后者还能保留下来是因为处于在营养方面有利的位置上。

形状上彼此相似的卵细胞在被子植物胚囊各极上的最初集中，还在胚囊发育的早期就发生了。因此两组卵细胞的形态分化也应该是相似的。但是很快地就出现了特定功能的区别。

可能，中央液胞的形成也在这个时期，它的产生是与初生核数目的减少有关。这种液胞的出现还促进了各极上的卵细胞组功能的进一步区分以及胚囊极性的增长。

当然，被子植物胚囊进一步的形态进化途径是很难具体化的。无疑地，尽管胚囊的减化以及外表形态结构的简化，但是其中各成分之间的功能却复杂了并且分工了。所以在产生的卵器中实际上只剩下一个卵细胞，而处于潜在配子状态的两个助细胞开始执行受精中的辅助功能。

助细胞还是潜在的配子，因为它们时常可以形成无配子生殖的胚。助细胞上出现了新的生理特性，表现在对花粉管产生向化作用的能力上，而花粉管一般是穿过它而进入胚囊的，这种新特性还表现在以酶的活动来溶解花粉管壁，这就能使花粉管的内含物和精子一同进入胚囊。

关于助细胞具有配子的性质以及形成了新功能的假定，在百岁兰上也找到了间接的证据，百岁兰是原始胚囊进化中的另一个分枝，百岁兰胚囊珠孔一端，象吸器一样每一个突起中进来一个核，这些突起执行三种功能。这个突起是卵细胞，因为受精后它转变为成熟胚；

花粉管走向突起上部，这是后者的向化作用决定的；最后，花粉管与突起上部接触的地方壁就破裂了，这就能使雄配子和雌配子结合。

被子植物的这些功能已经区分开了，因为花粉管的长入胚囊和它顶端的溶解是通过助细胞，看来后者能分泌向化性的物质和酶。

假若我们注意到反足细胞，则它们的配子性质保留的程度很少，因为由它们形成胚的现象已经是极少的了。

反足细胞不具有任何特殊功能，所以也看不到它们在形态上的分化；它们转变成了残存器官，但是，由于处于良好的营养条件之下，一般反足细胞能够在某些情况下生长，并且繁殖，另一些情况之下，它们存在的时间很短。大概，这种情况就使得它们在数目，大小和形状上有明显的变化。

所以没有根据认为，反足器官是同卵器一样的，更可能只是部分的相同，然而分布更广泛，成为更一般规律的是在胚囊中保留潜在配子的残余，个别情况下，它们位于边缘的旁侧细胞中（大戟科，繖形花科的个别代表等）。

还要尝试解释一下极核的性质。根据它们在现代被子植物胚囊中的形成方式，并且从上述的想法出发，可以作出下列假设，上面已指出，根据我们的假设，原始胚囊中出现双受精时，精子已经同样能与单倍体的和多倍体的核结合；这个特性在现在的胚囊中也保留了。被子植物假设的和现代的胚囊中，多倍体核在受精前或受精时。由单倍体核的形成过程，原则上也应该带有类似的性质。由于现代胚囊在进化过程中的简化，核的数目减到最少，即变成了8个甚至4个，而实现胚乳两性融合所必须的核数目，一般是两个，有时甚至是一个。

极核是新的形成物，还是原始胚囊的某种残余？这个问题甚至大约地推断一下都是困难的。从上面所叙述的来看，认为极核与颈卵器的腹沟细胞有任何共同之点是不可能的，因为没有从那一个分枝中产生过形成被子植物胚囊的原始胚囊。

看来，由于很经济地利用了胚囊中数量剧烈减少的核物质，而形成了构成胚和两性融合胚乳的新适应性，就是只利用单倍体核总量中的一个。但是这种情况并没有影响形态成分进一步非常精确的分化和保留胚乳有性繁殖所有优越性的细微分工。

单倍体的极核，更正确些，还是应该看作是原始胚囊单倍体核物质的残余物。胚囊中没有发育成典型配子的，但是保留了受精能力并且受精后以分裂方式繁殖的某些核，可以作为极核的来源。这样，被子植物胚囊两性融合胚乳的形成就得到了保证，也就与裸子植物胚乳有所区别。

我们还没有回答有关胚囊形成的某些问题。例如，我们完全没有涉及到核形成四个一组的趋向（两个助细胞，一个卵细胞和一个极核，三个反足细胞和一个极核，旁侧的三个和一个极核）。若是考虑到已知在胚囊中也有其他的分组情形时，如二个一组的形式（卵细胞和极核，反足细胞和极核，七个反足细胞和一个极核等），则这个问题就未必具有甚么原则性的意义了。

本章的开始我们曾指出，试图阐明被子植物胚囊起源时，在研究者面前产生了多么大的困难。所以很自然地，当我们创建方案时也被迫按照一些臆测的想法进行。但是，我们认为引用被子植物和裸子植物胚囊所特有的可靠生理特点，尤其是决定了胚乳生物特性根本改变的受精新形式作为一个主要的决定性因素，那么，我们论据中所引用的臆测成分是有一定

范围的。

假若所提出方案的一些评论，能促进对这个问题的关心和它的进一步解决时，我们将认为自己的任务就算完成了。

我们曾试图阐明被子植物胚囊起源问题之后，还必须涉及到被子植物上已确定的各种次生胚囊类型起源的一个更狭窄的问题。

注意到这个问题时，顺便指出，被子植物上最常遇到的是所谓典型胚囊，即单孢子，双极，8核，含有由卵细胞和两个助细胞组成的性器官或卵器，还有三个足细胞和两个极核。这种成熟胚囊的形成决定于五次分裂；其中最初两次导致形成4个大孢子，是减数分裂两个阶段进行的结果；以后的三次分裂是在那四个大孢子之中的一个里面进行的，后者就变成了胚囊；这三次分裂是有丝分裂，它们的核是单倍体的。

以上述方式产生的具有这种构造的胚囊，被大多数研究者认为是被子植物的原始类型，胚囊的所有其他变化，无论是在形成方式，或是在成熟状态的形态构造上与此不同的，都作为是导生的。

但是必须把胚囊的多种变异分为两组。以前已经指出，按其产生方式（由一个或是几个大孢子）和决定胚囊成熟的核分裂次数分类的，组成了第一组。第一组中，每个类型范围内所发生的部分变异，形成了第二组，一般，与它的原始类型胚囊相比，有某些减数和简化。相应的例子已经在上面举过了。

当分析胚囊不同变异之间在分类和系统发育上的相互关系时，应该主要注意第一组。

将典型胚囊作为原始类型的根据，除了它形成的方式以外，还因为具有这种形态特征的胚囊在被子植物中是最常见的。

但是，我们看到在组成正形成胚囊类型的大孢子数目，与导致胚囊成熟的核分裂次数之间，有三种关系。这种现象与下列事情有关，即当形成胚囊母细胞和形成大孢子时，胚珠的状态在生物学上显然与年幼的单核胚囊转变为性成熟时不一样。有关这些，以前涉及到减数分裂和花的生殖器官形成时已详细讨论过了。

当由两个或四个大小孢子形成胚囊时，它们的核成为“兼职者”：在胚囊形成的早期阶段，它们同时是大孢子的核，也是胚囊的核。

然而在所有三种情况下，不应这样理解，即年幼的胚珠中有两个互相无关的，可以相加的过程在进行。另一种假设会更自然些，即在三种情况下由于生殖器官发育时期的不同，与代谢的性质和速度有关物质总体的成分在数量和质量上发生了改变，这些改变可能不很大。这种改变在开始和结束时的变动，就决定了这种或那种胚囊发育形式的产生。

一方面，不能把所有三种胚囊的产生认为是彼此无关的，而另一方面，也不能认为单孢子的比双孢子和四孢子的更古老些。实质上，所有八核双极胚囊都有共同起源，但是它们在自己发育的过程中，从一开始就在奠定的时间和形成的速度上发生了差别。因此，单孢子，双孢子和四孢子胚囊在被子植物系统的不同区域中都可以迂到，是一个共同类型的独特而平等的变异。

下列情况有利于这种论述。认为典型的，传布最广的胚囊是原始的论点支持者提出，蕨类植物和裸子植物的雌配子体总是单孢子起源的。这种论断，看来，是由于所研究的材料有

限之故。

不久前曾确定，在买麻藤目的 *Gnetum ovalifolium* 上，雌配子体是四孢子起源。这个事实之具有重要意义，还因为在试图把被子植物和裸子植物连接起来理论中，从买麻藤目雌配子体构造出发的理论占有显著的地位。

另一个有利于被子植物胚囊发育“多系发生”的证据，应该为是下列事实。例如在 *Euphorbiaceae*, *Umbelliferae* 等科，四孢子16核的胚囊有时孤立地混在典型的正常8核胚囊中，就是说它们平行的存在。

被子植物中还遇到这样的代表，其中在不同的胚珠上可以同时看到所有三种类型的8核胚囊，如在獅茅草 (*Erigeron elatus*) 上，双孢子的最多，也可以看到四孢子和单孢子的胚囊。

从上述想法出发，順便指出，显然，利用三种主要类型胚囊的形成来进行系统发育的分类，不具有任何意义。

第 十 章

被子植物的世代交替与阶段发育学说

对植物界的进化发育来说，从藻类一直到被子植物都具有典型的，被称为“世代交替”的著名过程。我们不想去给这个现象寻找更合适的名称，因为科学上有许多这种例子。由于新事实的影响，某种现象的内容和论点发生了很大改变，而名词却仍然保留了。深深钻入希腊——拉丁名词中去，实质上不能促进与世代交替概念有关问题的解决，这个概念具有无可置疑的优点，那就是很简单。

П.Ф.Горляничов是第一个确定小孢子与花粉，孢子囊与花药，是等同的植物学者，并且指出了蕨类植物和种子植物在进化上的联系。他也是第一个把裸子植物从双子叶植物中分离出来，并且在自己的体系中将它们放在蕨类植物与被子植物之间。这样，在颈卵器和显花植物之间建立桥梁的问题上П.Ф.Горляничов比W. Hofmeister早了16年，后者在彻底的和仔细的研究之后得到了同样的结论。К.А.Тимирязев当时给予Hofmeister很高的评价；他指出，Hofmeister虽然没受过高等教育，但是由于自己特殊的工作能力和天才，三年中阐明了从苔藓直到种子植物的植物类型的个体发育。

100年以前，在1861年，Hofmeister发表了论文，称为“高等孢子植物萌发，发育和受精与松柏目种子形成的比较研究”。这样，植物界进化发展的途径，在查理士·达尔文“物种起源”出现的8年前就提出来了。

有例子说明W. Hofmeister如何精确地理解到植物界的发展，在1851年自己比较研究的结论中，他还指出，裸子植物花粉管中存在着活动配子的可能性。正如所知，经过40年，在1896年，Икено在苏铁上发现了鞭毛核。

祖国的植物科学中，近来对世代交替问题的注意加强了。特别是К.Ю.Кострюкова，她最近在有关被子植物世代交替的生物学理解一文中指出，阶段发育学说可以作为理解有性和无性世代相互联系的钥匙。尤其是文章的作者指出，根据阶段发育学说就不应该说世代交替，因为这两个世代是在一个世代的过程中同一个植物周期的互为条件的阶段。

К.Ю.Кострюкова得出结论，孢子的形成是孢子体发育的最后时期，因此配子体总是比孢子体老些。孢子植物和种子植物生命的开始是对外界条件有高度可塑性和选择能力的合子。

虽然Т.А.李森科院士所提出的阶段发育学说，说明了植物从种子萌发和胚过渡到独立生活这一时期的发育。但是，李森科同时又指出，所有植物，它的每一部分，性状都是遗传基础在具体外界环境条件下的结果。遗传基础是所有以前系统发育历史的结果。是所有生物

学历史的后果，它是由于选择了对一定生活条件的适应而创造的。于是植物有机体就表现出了在整个自己个体历史（从合子开始）中，对自己生存条件的那些要求。

在被子植物阶段发育一章中，我们试图接近从合子开始的孢子体阶段发育问题。在那里，所举的图式曾说明孢子的形成是孢子体发育的最后时期，以后就开始了配子体的发育。

表面的观察说明，前一代的孢子体用它的生殖器官（它稳藏了减化到显微程度的配子体）直接的产生了下一代的孢子体。

的确，被子植物胚囊中，在母体内发育的胚与母体植株的相互影响是间接的。这种间接性带有综合性质；它通过两种方式进行，即：通过母体植株与胚的直接代谢和通过胚乳——间接的。但是为了使胚乳能够影响胚，它自己应该通过一定的发育时期，从胚乳的原始细胞到多细胞并进行相应的分化和初步累积营养物质（母体植株同化的产物）。两个“双生胚”中由卵细胞发育的那一个是分化的形成物，而另一个是从胚囊中央细胞起源的，在形态上好像是具有层次的形成物。

一方面胚囊的胚乳初生细胞可以认为是以有性方式改建的，它具有象极端减化的原叶体一样的功能，而另一方面，可以认为是同一个胚囊中的第二个独特合子。但是，胚乳初生细胞不是真正的合子，因为它不能发育成新的有机体，并且保证种的延续；同样地，也只是从功能上可以认为胚乳象原叶体，而从形态上作为有性过程产物的被子植物胚乳，既不能与真正的原叶体等同，也不能与裸子植物的胚乳等同；顺便可以指出，当用活体研究某些植物的胚囊时，其中曾看到了叶绿体。

被子植物大孢子中的这种独特现象，在研究世代交替时不应该不注意，还应该承认，由于雌蕊的产生和由于胚乳的有性起源，后者执行比一般原叶体更复杂的功能。

与胚乳发育的同时，年幼的胚也在发育，它的生长点逐渐分化。不重新返回到这种假定上去，即胚囊中年幼的胚还在春化阶段之前就具有一定的发育阶段，只是指出被子植物雌配子体中，从合子和初生胚乳细胞形成时，就在它们之间以及整个配子体与母体植株之间产生了复杂的相互联系。有一些事实证明了这点，关于这些，下面将谈到。

前一代的孢子体，以形成孢子来结束自己的发育。新世代的孢子体，还在胚囊中时就进行最初的胚胎发育阶段。但是在前一代孢子体的后一阶段和年幼一代孢子体的开始阶段之间，还插入带有特殊性的配子体的形成。两性配子体具有飞跃式的性状形成，在它们之中不产生任何新的质变。

配子体是在前一代孢子体的后一阶段，为了受精过程和形成两个性质上不同的合子而建造的。

胚囊所有细胞，首先是卵细胞和中央细胞（带有极核），由于前一个孢子体发育最后时期的结果，都是对性过程的适应（后生胚胎现象不算在内）。

我们详细的讨论一下孢子体发育的胚胎时期，因为试图以阶段发育学说来阐明植物的世代交替时，研究者对问题的胚胎方面没有给予应有的注意；并且作者们将注意力多半集中在表面形态特征上，而不从米丘林学说的原理出发，对受精前与受精后雌雄配子体的功能特性给予一定的注意；对形成雌蕊和具有双受精的被子植物来说，无论是两个配子体，还是受精后带有胚乳的胚囊状态，都必须给予补充的生物学说明。

当阐述世代交替问题时，主要的任务并不在于一定要证明被子植物上有一个世代在形态

上消失了，因为有机体生活（例如，蕨类植物）的特点，就是存在两个独立的个体发育时期。根据我们的意见，任务在于，应根据植物个体发育时期的相应分析去解释被子植物，是否在一定程度上保留了“独立”的配子体，虽然它形态上极端的减化了并获得了复杂的新功能。为了进行这种分析，我们就讨论一下从我们的观点看来，某些最典型的要素。

当营养生长点进入形成花芽而不是叶子和枝条时，则我们应该假定，所有分生细胞的原生质体中产生了新的质量状态。

这个新的质量状态的特点是，大多数这种细胞以后还保持有丝分裂。只是在某些部分细胞中，很可能是由于器官中轴物质代谢的强度增加和性质的改变之故，在分裂前期的核中看到减数分裂和有丝分裂向减数分裂过渡的现象。

已知，这些细胞很早就明显地增长，它们细胞质的自我更新进行的这样快，而使液胞化不能发生；最后，核膜显示得很弱。这间接地说明核与细胞质之间的代谢强度。

某些情况下，这些细胞立刻就成为花粉和胚囊母细胞了，但是有些被子植物的代表上，甚至在这个发育时期，还以有丝分裂方式继续形成有限数量的几代细胞。可以举出珠心表皮下的复盖细胞来作例子，当胚囊母细胞开始形成时，它们才与胚珠中的孢原组织分开；在某些时候，花药的孢原组织中也以有丝分裂方式增加细胞的数量，一直到这些细胞转变成花粉母细胞时为止，即一直到核中已经出现减数第一次分裂的前期为止。

所以胚珠中，特别是在珠心中，只有少数的细胞发育成为胚囊母细胞，其余的细胞在外表上与一般的体细胞相似。但是显然，个别情况下，由于物质代谢特性的改变，胚珠这种体细胞的发育可能发生改变。那时，它们就能够使植物以无性方式进行繁殖。它们有几种变异，但是与和减数分裂密切相联的有性繁殖相比较时，应该认为是次生的。

我们指出其中主要的来。在某些植物上看到减数分裂削弱的现象，但是后者并不妨碍雌配子体的发育。单性生殖的植物就属此类。在另一些植物上，性质改变了的生长点细胞，继续有丝分裂，不形成带有生殖器官的花芽，而在花序上发育成为小铃茎和小块茎，就象在 *Allium*（葱）或者早熟禾等属的某些种所看到的那样。

应该联想到，А.А.Лавренко在葱、蒜和百合某些种的铃茎上作的试验，这些植物的铃茎在花序中与花芽同等的发育，试验证明，由这些铃茎所产生的植物象由种子所发育出来的植物一样，只有它们通过了相应的发育阶段时才能开花和结实。

这种情况证明，这些细胞性质上改变的程度，与经过减数分裂而产生的配子体细胞是一样的。所以，相应的改变最初不只是应该直接发生花粉母细胞和胚囊中，而是更早些，在一定分裂时期的生长点细胞中。

其他的变异中，我们还指出不定胚和胚的无孢子形成来。不定胚一般是由珠心体细胞产生的，这些细胞比邻近的细胞大些，主要是细胞质很浓。当这些细胞由于有丝分裂而进入胚囊之后，它们在那里发育成胚。这样，后者发育的开始是与形态上是体细胞而性质上潜在地已经改变了的细胞有关。后者作为生长点相应细胞的后代，就象珠心邻近细胞一样，以潜在的形式保存了质量上的新特性。区别在于，这种胚胎细胞之能够实现自己的潜在可能性，大概是由于在代谢强度上有些超过了邻近的细胞。

但是这种珠心细胞获得了对发育的刺激之后，只能在胚囊腔中转变为不定胚，后者在那里可以遇到继续和结束自己发育的特殊条件。

无性繁殖的最后一个例子，是有关无孢子现象的。这种情况下，珠心细胞能够发育成胚囊，而后的卵细胞是由性质上改变了的，并且是由生殖生长点的分生细胞产生的，它可以发育成具有生活力的胚。

上述的例子指出，被子植物在自然界以无性方式可以产生后代的某些途径。这种繁殖的途径在本质上与按照字面讲的营养繁殖有区别。营养繁殖是把母体有机体的一部分分离下来，例如在扦插时。

新个体与母体植株起点部分体细胞原来的阶段年龄是一样的。相反地，无性繁殖时，只是表面上与由营养繁殖的新个体相似；它是由在性质上已经与营养器官或营养生长点体细胞迥然不同的细胞发育而来，然而继续以有丝方式分裂。

应该联想到，个别情况下单性生殖或者假受精植物的卵细胞，当用另一个种的花粉进行人工授粉时，能够受精并且产生杂合的胚。这个事实也证明，不经减数分裂而产生的这种卵细胞具有真正卵细胞的特性，后者是在正常起源的单倍体胚囊中发育出来的。已知配子与一般的体细胞不同之处，在于只有它们能够彼此结合。假若是单性生殖的或是无孢子胚囊的二倍体卵细胞，具有一般体细胞的起源，而不是由性质上发生很大改变的细胞而来，则这种卵细胞就不会被受精（我们不考虑某些植物上存在的与多精受精现象有关的体细胞受精，因为它们还需要仔细的试验来检查）。

由上述得出下列结论。被子植物个体发育中，生长锥细胞的原生质体里发生一定顺序的质变。当孢子体衰老时，它的最后变化就使生长锥细胞原生质体产生这样的质变，结果从它们之中以后发育成具有新性质的细胞。这些细胞产生形态的形成物，它们在具有正常个体发育的植物上出现减数分裂，形成配子体和配子，并且进行有性过程。但是，生长锥的这些细胞在个别情况下也保留了有丝分裂，以后以无性的方式产生孢子体的开始。因此这个共同过程，更正确些，不应称为世代交替，而是孢子体在自己个体发育过程中细胞原生质体两个迥然不同质量状态的交替。

细胞两种状态的这种交替，应认为是植物界一般规律的基础。由于植物界各种类型进化的途径不同，细胞的两种状态在个体发育中，从形态的观点上来看，外形上彼此之间可能具有不等的比重，不同的形态联系，在功能上有不同的相互关系。

从形态上，当总的趋势是配子体时期越来越从属于孢子体时期时，也可以看到这个特性在藻类和显花植物上的趋同性，例如在Laminaria和被子植物上。配子体时期形态的减数可能象被子植物类型一样，也伴随着功能上更高的分化和复杂化，这些将在以后再谈。

但是虽然如此，还是必须强调两个时期的完全区别，这个区别总是决定于上述细胞两种原生质体类型的状态。

孢子体细胞，孢原细胞和由它们所产生出来的细胞之间有何区别呢？事情的实质还不只归结为染色体的不同，虽然这个性状在大多数植物上可以看到，并且是正常有性过程的特性。

但是染色体数目的减少，我们不应该认为是原因，而只是更一般规律的形态表现之一。它使孢子母细胞进入性质上的新状态（花粉和胚囊），它也是孢子体由于年龄的变化而发生的。

李森科院士指出，性细胞是有机体发育周期的终结，同时它们又是新有机体发育的开始。显然，这个过程的主要特性可归结为，在生长锥分生细胞的原生质中出现了新状态。

这个新状态，表现为营养生长点转变为生殖生长点。结果花药和胚珠细胞成为潜在质变的了，但是事实上，只有在花粉母细胞和胚囊中，才产生相应的条件，它们使雌雄配子体发育并获得最后的产物——性细胞。

这种新状态具有一些特征。被子植物孢子体细胞一般可以分裂许多次，甚至是“无限地”（许多植物类型的扦插）；一直到整个植株或个别器官衰老的时候，相反地，造孢细胞，在正常条件下分裂的次数却是有限的。

被子植物雄配子体，从花粉母细胞到它形成的整个发育过程，只限于四次分裂；雌配子体整个发育周期，在大多数植物上只有五次分裂，而还可以降低到四次甚至三次。

配子体发育和配子形成过程中，细胞分裂次数最少，同时还具有另一个独特性状。它表现为细胞由一代到其它各代的分化进行得非常快，因此，每一代细胞都具有新性状。在花药造孢组织中，带有浓的未液胞化的细胞质和巨核的大花粉母细胞与雄配子之间毫无共同之处，后者具有不对称的独特伸长形状，带有不同的尖端。К. Ю. Кострюкова 最近的文章之一透彻的阐述了这个問題。

雌配子体也是一样，它的发育是由造孢细胞开始，并且，当配子体中形成了七个在形状，构造，核数目和功能上不同的细胞时才结束。

孢子体与配子体细胞之间第二个明显的区别在于，孢子体细胞在正常条件下，具有分裂的能力，但不能结合，而配子体发育的产物，即配子具有结合的能力，而完全失掉了分裂的能力（极少的不正常情况除外）。

应该补充一下，配子的结合能力与配子染色体数目无关，远缘杂交，某些无融合生殖植物卵细胞能受精等都是证明。

被子植物配子体的第三个特点就是它们与孢子体其他组织的一定隔离性。这种以雄配子体花粉管形式存在的隔离性，在研究由柱头到胚囊所走的道路时，就已经知道得很清楚了。花粉管的生长不能认为是寄生现象，而应该认为是花粉管原生质体活的内含物与雌蕊细胞之间复杂的特殊物质代谢的结果。

已经含有发育完全配子的成熟花粉在自己的代谢作用中，表现出真正有机体的性状来的这个事实是值得注意的。当花粉粒萌发时，类胡萝卜素起了某些作用，至于说酶的意义就更重要了。如磷酸化酶，淀粉酶，转化酶等，这类酶的活性在花粉萌发时明显提高，并且其活性在同一植株不同花的花粉中也不一样：花在花序中的位置越高，磷酸化酶的活性就越低；同一属中不同的种彼此在酶的活性上差别很大，可以指出，酶的活性程度与花柱的解剖构造有一定的关系。花柱中具有孔道的种，淀粉酶和转化酶的活性较大，而花柱具有传导组织的植物，磷酸化酶活性较大。也有另一些证据，说明雄配子体在功能上是高度分化的。

特别是，可以联想到，当热带兰科植物授粉时，呼吸强度和过氧化氢酶的活性增长两三倍，而且过氧化氢酶活性的增加，是走在呼吸作用活跃的前面。在授粉后的花中，子房中的淀粉与在对照中的相比被吸收得慢些。授粉是如何地影响兰科植物雌蕊群的生理状态，可以由下列顺序的反应来证明：即：过氧化氢酶活性提高——呼吸作用活跃——水和无机盐数量很快增长——糖的动员——亲水胶体数量增加——渗透压增加。

我们引用这些资料，为了说明花粉管（雄配子体）的生长引起雌蕊发生多么复杂的过程，根据我们的假设，雌蕊作物母体植株组织的细胞，在质量上还与孢子体其他体细胞有区别。

雌配子体也是一样的。起先，胚囊完全依靠母体植株的营养。但是，双受精和胚乳形成之后，胚囊、胚珠和雌蕊之间的物质代谢获得了综合的特性。母体植株，特别是雌蕊和胚珠与胚乳之间相互的影响复杂化了，上面已谈过，胚乳本身结合了原叶体和胚的性质。这种情况下，胚乳处于母体植株与胚、胚珠和雌蕊之间，其作用是媒介性的和特殊的。

同时，也要注意到，受精前后的胚囊和胚珠邻近细胞之间，不存在具有两种成分特性的中间性状细胞。胚囊总是清楚而具体地与邻近细胞区别开来。这种对比甚至当胚珠细胞在胚囊周围形成特殊的一层细胞时也保存着。后者在营养上起一定的作用。

虽然被子植物雌雄配子体有极大的简化，从授粉到合子和胚囊里受精的中央细胞开始发育时，花粉管的功能活性不只反映在雌配子体上，而且也反映在雌蕊组织中。联想到产生果实直感的例子就够了，И.Б.米丘林看到了不少这种情况，而且它们的产生在米丘林的学说中得到了正确的生理说明。还可以指出某些兰科植物授粉的例子，如胚珠的形成和子房的生长，开始于授粉和花粉在柱头上萌发之后。

分析了与被子植物两性配子体有关的胚胎过程之后，在米丘林学说的基础上，我们应该承认，孢子体供给了雌雄配子体营养和其他物质，配子体在物质代谢中，由于自己的质量特性，当果实形成时强烈地影响胚珠和子房的形态和生化特性。这种情况下，新世代的孢子体不是简单的依靠母体孢子体营养而生长和发育。这个程具有复杂的性质。当胚新一代的孢子体和作为雌蕊中两个孢子体媒介的胚乳同时在发育时，上面已指出，在所有组成成分之间进行着复杂的相互影响，这是被子植物在进化发展过程中形成的。

在讨论世代交替过程时，几乎没有注意到下列这些情况；在这里，莫尔根主义也把染色体的作用突出出来（此处删了一句——译者）。然而很有趣的指出，当时W. Hofmeister在授粉问题上，就接近米丘林学说的原理。

W. Hofmeister 在85年前相当清楚地理解到被子植物配子体与孢子体之间相互联系的复杂性。在1868年出版的“普通植物形态学”中 Hofmeister 写到：“在杂交受精时，以父本性状代替母体植株部分特性的方式，使胚的特性发生明显的改变。胚壁、种皮和果实一般看不到异缘授粉的明显影响。但是在个别情况下，这种影响是可以被证实的。可以相象与自己花粉相竞争的异缘授粉不直接参加胚的形成，可以在某种程度上改变胚或者它的果实特性”。

还要指出两个胚胎的现象，它们证明了被子植物的胚囊具有稳定的形成物特征，这是胚珠藏在雌蕊中的植物所需要的。

被子植物胚囊的构造和功能基本上是一致的，而与植物本身生态和形态特性无关。

在具有极度简化躯体的浮萍科植物上，在其他以寄生方式营养而简化了的植物上，如菟丝子，列当上和以腐生方式营养的，如腐生兰上，在水生植物，如Najas 属中（它的整个发育周期，包括有性过程在内，都在水中进行），在空气湿度很高的热带附生植物上，在旱生植物上等，胚囊具有同样的结构。

与所有生殖系统紧密相联系的，而且是间接地受到外界环境影响的被子植物雌配子体的系统发育，应该是有些隔离地进行，并且不象孢子体和它营养器官发育那么多样化。

无论胚囊是以何种形式发育的，也无论胚胎发育是与有性过程，单性生殖，无孢子生殖或是与不定胚现象有关，总之，任何胚的形成只能在胚囊腔中。相反地，基本上没确定过，

任何细胞中曾形成了在某种程度上象胚一样细胞总体的情形。这对胚乳和胚本身的细胞来说也是一样的。这样，显然，就象其他类型配子体的特性一样。在被子植物上胚发育的相应条件只在胚囊中存在。

植物界中，被称为世代交替的著名过程很早就产生了，因为在藻类个体发育中已经看到植物个体发育两个时期相互联系的不同形式。随着植物世界的进化和发展，其有性过程随着也复杂化了。因此，在配子体中飞跃式的改变了，或者是产生了具有胚胎学性质的新功能，而在被子植物上，在孢子体中也发生了这个过程。

功能上的激烈变化，表现在雄配子体丢失了独立的活动性和出现新的适应性上，就是雄配子体上产生了形成推动雄配子花粉管的能力。花粉管同时也是吸器，还有苏铁的鞭毛体都说明了这个新现象的途径。

另一个剧烈的变化在于大孢子在孢子体中定居了下来。这样，与外界环境的联系就成了间接的了。在这里，异型孢子的蕨类植物中也有一系列的逐渐过渡。

第三个变化，是由于具有定居雄配子体的植物上，产生了隐藏在封闭腔中的胚珠而造成的。在植物界的世代交替过程中这个进化的步伐是最大的了。在这个新的阶段上，我们看到新的结合过程，即带有封闭腔的雌蕊和双受精过程的产生，后者是与具有新特性的雌雄配子体产生有关的，这些在上面已经讲过了。在这方面，被子植物的雄配子体走在裸子植物的前面，后者上，还没有雌蕊和果实；至于谈到雌配子体，则被子植物与裸子植物相比时，它的跃进是特别大的。

被子植物两性配子体，在进化的最后一步上，由于雌蕊的存在，而在选择受精和一般胚胎过程中看到明显的复杂化。这种复杂化有时表现在形态上（例如，果实直感），或者表现在授粉时的生化过程中，这是与类胡萝卜素，酶等有关的。所有被子植物上当花粉在柱头上萌发和花粉管在花柱中生长时，这些过程都存在；它们清楚地说明，由于雌蕊发生以后，胚胎过程的复杂化。

植物学者们中间广泛地流传着一种观点，认为某些被子植物无融合生殖，无孢子生殖和不定胚现象的存在，证明显花植物雌配子体最后的消失。从上述事实的分析中，根据我们的意见得出，生长锥细胞中的质变，不是当一定数量的花粉母细胞和胚囊母细胞进入减数分裂的时候发生的，而是在生长锥中开始形成花芽，而不是继续产生幼叶和枝条的时候发生的。

虽然这些细胞的核继续以有丝方式分裂，但是这些细胞整个原生质体在它们的性质上已经与其他孢子体器官的体细胞不同了。这种细胞我们建议称之为“类体细胞”的（Соматоидные），这个名称来自两个希腊字：“Сомα”——身体和“Эйдос”——样子，即，这些细胞只是具有体细胞的外形。这些细胞的后代以合子、无孢子生殖、不定胚或是以特殊形态形成物的方式，例如，铃茎、分生芽产生新一代。

十分明显，当生长锥发育时，芽和花器管中的细胞分裂是与各种十分快的分化同时进行的。分化过程中最突出和重要的一点，就是，造孢组织的产生和相应细胞的核向减数分裂过渡。

在这种对生长点细胞异质性的理解下，“类体细胞”的核向减数分裂过渡的发育方向应该认为是初生的，最广泛的和最重要的，因为这个方向保证了有性繁殖。但是减数分裂削弱和消失不能作为原生质体两种状态交替过程的消失。后者我们用来代替世代交替这个名词。

细胞的第一种状态，可以称为是营养的，除了有机体发育的最后阶段，即当产生另一种对“类体细胞”来说是典型的繁殖状态以外，有机体发育所有阶段的细胞都处于这种状态。被子植物的繁殖基本上是以生长锥细胞的这两种状态的交替进行着，同时还产生导致有性过程的减数分裂。但是，个别情况下，繁殖可以不通过减数分裂，而保留着有丝分裂。这种繁殖方式是次生的。其中应分为几种主要的变异。

当核中出现减数分裂的前期而又逐渐削弱时，则由胚囊的细胞发育为单性生殖的，或是无配子生殖的胚；这些二倍体的配子体的卵细胞在功能上与单倍体的一样。这种情况下，配子体带有它一切的细胞，而且是在性质上改变了的“类体细胞”的后代。

在另一个无性繁殖的重要变异中，“类体细胞”能够以形成不定胚的方式发育。这种情况下，胚的形成决定于胚珠中是否存在着“类体细胞”，而后者发育的环境一定是配子体。

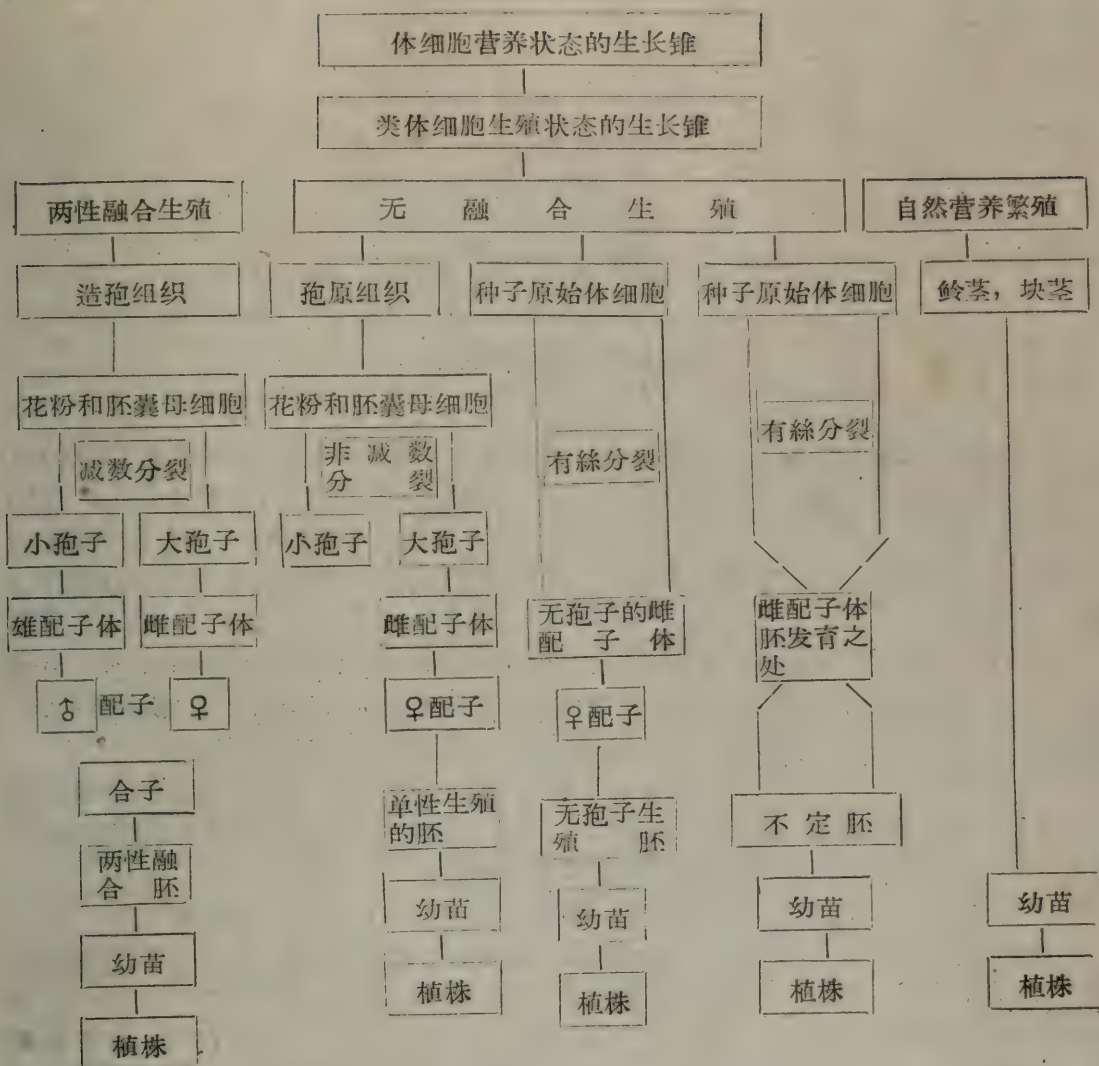
最后，生长锥的“类体细胞”越过花芽的形成阶段而产生铃茎，块茎等的原始体。这种情况下，整个植物的原始体是由“类体细胞”组成的，它们直接在外界环境中开始分化为年幼的植株，不经过配子体。所有这些变化都表示在图式13中。

我们如何理解，生长点细胞中产生性质上不同的，“类体细胞”呢？为此，我们引用下列B.И.列宁关于发展的两个概念的论述。

“两种基本的”（或是可能的？或两种在历史上见到的？）发展（进化）观点是：认为发展是减少和增加，是重复；以及认为发展是对立面的统一（统一物之分为互相排斥的对立面以及它们之间的互相关联）。根据第一种运动观点，自己运动，它的动力、泉源、动因都被忽视了（或者这个泉源被移列外部——移到神，主体等等那里去了）；根据第二个观点，主要的注意力正是放在认识“自己”运动的泉源上。第一种观点是死板的，贫乏的，枯竭的。第二种观点是活生生的。只有第二种观点才提供理解一切现存事物的“自我运动”的钥匙，才提供理解“飞跃”，“渐进过程的中断”，“向对立面的转化”，“旧东西的消灭和新东西的产生的钥匙”。①

我们想，生长锥体细胞在被子植物有机体发育最后阶段飞跃地转向“类体细胞”，也是向对立面的转化，旧东西消灭和新东西的产生。

①B.И.列宁哲学笔记：谈谈辩证法。



第十一章

胚胎学在分类学中的意义

正如所知，阐明植物类型，尤其是显花植物在进化中的亲缘关系和系统发育上的联系工作是极困难和复杂的。因此，为了解决这个问题，研究者在这种情况下尽量地采用了一切有利的方法。既然每一种方法——形态的、解剖的、古生物学的和其它的——本身都不足以，也不能作为可靠的标准，则一般都是在比较了用各种互相补充和对照的研究方法所分析的资料后，才作结论。

若是古生物学年代史是解决大问题的，而解剖学的方法就象其它的研究方法一样，不是在所有情形下都能行得通和采用的话，则获得细胞胚胎学资料的可能性所受的限制也不小。细胞胚胎学只有与别处方法结合，才能在某种程度上促进系统发育关系的阐明。

与造孢组织，毡绒层，雌雄配子体、胚、胚乳和其它的，例如，与核以及染色体发育有关的细胞范篇的成分观察，是属于细胞胚胎学资料。因此，这里所谈到的是与胚胎学现象有关的，与广义细胞学概念中的细胞学过程不可分离的性状。

关于花粉和雄配子体的形成问题，研究者将自己的注意力集中在下列因素上。

上面已谈过，雄蕊中，围绕花粉囊的毡绒层可以转变成周缘质团；后者在被子植物的个别代表上是典型的，就是说，细胞壁完全溶掉，而它们的内含物分布在花粉粒之间。类似的周缘质团只有在沼生目 (Helobiae)，Spadiciflorae (莖花目) 中观察到，即在棕榈科，露兜树科，天南星科，浮萍，香蒲科和Enantioblastae (粉质胚乳目) 中的鸭跖草科 (Commelinaceae) 上可以看到，紫鸭跖属草 (Tradescantia) 就属于这科。因此，在以上列举的目中，真正周缘质团的存在，使研究者们有根据将单子叶的这三个目接近起来。

不完全的周原质团，对茜草目 (Rubiades) 也有分类学的意义，它是茜草科 (Rubiaceae)。Carifoliaceae (忍冬科) 和Valerianaceae (败酱科) 的特征。

但是也知道许多在亲缘关系很近的组群内，其毡绒层属于不同类型。因此，它的特征并不是在所有情况下，都可以用来解释系统发育上的关系。

至于涉及到周缘质团的进化性质，则研究者的意见在这方面有巨大的分歧。既然在许多颈卵器植物中观察到周缘质团，于时就得出结论，它的存在应认为是具有一定原始性状的证据。

另一些人从这样的原理出发，即由细胞组织过渡到处于共同细胞质中的游离核，是进化的特征；因此，在个别分类学系统单位中，周缘质团的产生应该认为是进化的表现。这样

一来，关于毡绒层在系统发育上意义的问题，就仍然处于争论之中了。

试图利用来解决系统发育问题的另外一点，涉及到了花粉粒形成的方式。我们知道。它有两种类型：顺序的，即花粉粒四分体的形成是由于减数分裂的每一阶段之后，在核之间都形成隔膜而来，和同时的类型，即年幼花粉粒所有四个核之间，同时形成隔膜。

顺序类型常在单子叶植物上看到，但多心皮目 (Polycarpicae)，蔷薇目 (Rosales) 和捩花目 (Contortae) 的许多代表上，也具有这种特性。

同时的类型是许多双子叶植物的特徵，但是在百合目 (Liliaceae)，兰科 (Orchidaceae) 和莎草科 (Cyperaceae) 上也可以看到，当然，这个性状也远不是可靠的。但是它被某些研究者用来作为推断单子叶植物是起源于多心皮目的证据。

至于何种类型的花粉粒形成更古老些的问题，意见是分歧的。一些人认为同时类型更古老些，因为苔藓，蕨类和裸子植物的孢子形成时也可看到它；另一些人引用一些理由证明顺序型更古老些；最后，第三种人提出，在不同的系统分枝中，从一种类型发育成为另一种，可能走不同的方向，因此，不能到处都认为一种类型一定比另一种更古老些。

花粉的连接方式，有时对一定的分类学单位是很典型的，兰科植物，在大多数情况下，所有花粉总是连结成完整的花粉块，但是这里也还有例外，腐生兰的花粉只联接成四分体，而不是整块的。沙草科的花粉四分体中三个经常是退化的，只有一个正常的执行功能。在任何一个其他的科上都没有上述这类现象，因此，我们看到，这个胚胎学性状具有清楚的，但是相当狭窄的分类学意义。

在灯心草科 (Juncaceae)，簕石南科 (Ericaceae) 和岩高兰科 (Empetraceae) 上，可以看到下列特性，它们所有代表的花粉，最初联接成四分体，但当每个花粉粒的初生核开始分为营养和生殖核时，则花粉粒开始分开。

曾有一个时期，给予合点受精（花粉管经过合点以迂迴的方式向胚囊的珠孔一端内生长）很大的系统发育意义。这是 C. F. Hananin 在桦木科 (Betulaceae)，榛科 (Corylaceae)，胡桃目 (Juglandales) 和榆科 (Ulmaceae) 上确定了花粉管类似的生长之后发生的。但是与桦木科相近的山毛榉科上，花粉管的生长是正常的。另一方面，在毛茛科代表黑种草 (Nigella arvensis) 的合点区观察到花粉管。最后在羽衣草 (Alchemilla) 和蔷薇科的某些代表上，花粉管也通过合点为自己开辟道路，（然而它不是沿着珠心组织而是沿着珠被上升到胚囊），于是，就完全放弃了从系统发育立场来解释合点受精现象。

曾试图将成熟花粉的内部构造用于分类学。已知，被子植物有两种类型的成熟花粉。如果成熟花粉具有营养和生殖细胞，那时就称之为两个细胞的，如果其中已经形成了两个精子细胞和营养细胞，那时就称为三个细胞的。

三细胞的花粉是沼生目 (Helobiae)，沙草目 (Cyperales)，禾本目 (Glumiflorae)，和一部分莧花目 (Spaediociflorae) 所特有的，双子叶植物中蕁麻目 (Urticales)，多心皮目 (Polycarpicae)，Centropurmae 牻牛兒苗目 (Geraniales)，捩花目 (Contortae)，管状花目 (Tubiflorae)，桔梗目 (Campanulaceae) 等一系列代表上也曾看到。这个性状的优越性在于，它是整个属或整个科的典型特性，所以它在分类学上的意义是无可争辩的。

就象其它所列举的胚胎学性状一样，哪种花粉类型是更古老的问题，仍然是未解决的。某些人认为，三个细胞的花粉是更年青的性状，但是这种性状在许多植物上又可以和其它的

原始性状并存。相反地，*Gynandreae* 兰的（特化的年青分枝）花粉总是两个细胞的。所有这些，又重新说明，被子植物不同组群性状的进化，可能以不同的速度进行。由于这种情况，一些性状进化得就快些，而另一些进化得就慢些。根据这种看法，判断性状的进化程度和原始程度时，若不与这种类型的其他性状相比较是不能得出的。三细胞花粉在系统发育上比双细胞的年青些是更合乎情理的。

从所叙述的可得出，雄性生殖因素在分类学和系统发育上应用的意义是有限的，而且只有与一些其他性状结合起来才有可能。

关于雌配子体在系统发育上意义问题，我们所得的资料也只有相对的价值。

前面已指出，初生造孢细胞，在某些情况下，分离出毡绒层后，就转变成胚囊母细胞了。在另一些情况下，初生造孢细胞直接变成胚母囊细胞。被子植物上的这个特性是十分稳定的，并且可以在一定范围内，可以用来阐明分类学问题。形成毡绒层细胞的这个性状是原始的，但是这个观点还不能进行概括。例如，在具有大胚珠的，即原始性状的毛茛科上并不形成毡绒细胞。

形成雌配子体的另一个具有分类学意义的性状就是胚珠中造孢细胞的类型，它或是单细胞的，或是多细胞的。后者是原始性状，并且的确存在于 *Lauraceae*（樟科），或是多心皮目的，*Calycanthaceae*，（腊梅科）和被子植物一些其它代表中。在个别情况下，属于下列这些科的植物上可以看到，如菊科，茜草科，繖形花科。但即使多细胞造孢组织是次生现象，也并没失掉某些分类学的意义，因为它分布得很广，例如在具有极为退化胚珠的茜草科（*Rubiaceae*）中。因此，毡绒层细胞的形成方式和造孢组织的类型再结合了用其它方法在植物上所揭露的另一些特性时，多少还是研究分类学，或是系统发育的可靠性状。

具有小胚珠的许多植物，在胚囊周围有一层特殊细胞，看来在胚囊的营养上具有重要作用，并且和附近的细胞形状不同。上面已谈过，这层细胞是由内珠被产生的，既然它的发生是个别科中一些代表的特征，例如菊科（*Compositae*），亚麻科（*Linaceae*），则可以认为它在分类学上有某些意义。

在系统发育的研究中，利用象胚囊发育方式和它的形态特征这样的性状时，要特别谨慎。这种谨慎是由于雌配子体具有很高的可塑性，因而时常看到同一属中的不同种上，产生不同构造的胚囊，并且时常是以不同的方式产生的。大戟科（*Euphorbiaceae*）就可以作为例子。*Euphorbia* 属的大多数种和这个科的其它属形成了单细胞的造孢组织，接着就形成单孢子，双极，8核的胚囊，即对大多数被子植物来说，是所谓典型的胚囊，但是，在高大戟，沼泽大戟和一些其他的种中，也看到多细胞的造孢组织，最后形成了四孢子，四极，16核的胚囊。

这样，雌配子体在分类学和系统发育研究上应用的可能性就相当小了。柳叶菜科（*Onagraceae*）就可以作为这种例子。到现在为止，所研究过的这个科一些属的种中，例如月见草（*Oenothera*）和柳叶菜（*Epilobium*）是具有单孢子，单极，四核胚囊。分类学家对于把四角菱（*Trapa natans*）归为柳叶菜科产生了怀疑，这个植物生活在水中，并且具有独特的果实——具有象角一样突起的大坚果。一些其他形态特别是胚胎学性状，一直到胚的长而弯的胚柄，都与柳叶菜科许多代表有明显的区别。原来，这个植物的胚囊是典型胚囊。这种胚胎学上的区别，并结合了其他性状，而使分类学家将四角菱从柳叶菜科分出去，而成为单

独的Trapaceae科，（菱角科）。

以前已提到，胚乳的结构可以分为三种主要类型（细胞型的，核型的和沼生型的）。可以将这个性状利用到分类学研究中去，因为有时整个属和科，都具有这种或那种胚乳形成类型的特性。细胞型是许多茄科，例如Nicotiana属的特征，而核型是蕁麻科的特征，第三种类型的名称就说明它是广泛分布在沼生目（Helobiae）中。

但是关于哪种类型胚乳是更原始的问题，仍然处于争论中。一些观点主张细胞型是原始的，并且由它过渡到核型，例如紫草科（Borraginaceae），茄科（Solanaceae），水媒科（Hydrophyllaceae）和菊科（Compositae）。许多胚胎学家同意这种观点，虽然吸器的形成，毫无疑问地，是胚囊发育更专化的特征，并且它主要是与细胞型胚乳相联系的。

值得注意的是下列情况，单子叶植物形成核型的胚乳，它被认为是导生的。同样应指出，在多心皮目上三种类型胚乳都能遇到，其中核型也被认为是导生的，因此，胚乳特征的应用，正如以前所列举的胚胎学特征的应用的例子一样，也需要同样谨慎地对待。

对待由胚乳，有时是由胚囊本身的反足细胞、助细胞、或者是胚柄形成的吸器也是一样，与发现不同科个别代表上偶然出现或发育很弱的吸器的同时，还确定了在下列科中有专门的吸器形成，如玄参科（Scrophulariaceae）或桑寄生科（Loranthaceae）的许多种，明显地表现了在吸器形成上的多样化，它往往具有奇特的形状与构造。胚的多样而复杂的胚柄，可以认为具有某些分类学意义，例如在蝶形花科（Papilionaceae）上它也执行加强胚营养的功能。

同科或同属的代表在胚囊的共同面貌上，和在胚的发育上，所产生的偏差也有共同性。

毛茛科的特点是形成正常数量的反足细胞，一般是相当大的，然而在个别属中，如乌头属（Aconitum），却非常大。禾本科的特点是，由于原始的三个反足细胞的多次分裂，而形成许多反足细胞，体积明显增加，并且有大的核。

百合亚科的很多代表，例如百合，黑百合，郁金香的特点是形成四孢子的Fritilloria型（贝母型）胚囊，泽泻科（Alismaceae）和花蔺科（Butomaceae）在分类学上很相近，这是由于两个科的胚囊都是按双孢子类型成的。但是菖蒲属有单孢子八核胚囊。这种情况，或许值得分类学家予以注意，尤其是考虑到这个属的花粉形态在Butomaceae科中也有些特点，而这方面使它与某些百合科的植物相近。

在另一些情况下，不同科和属中，胚囊形成的方式是多种多样的。因此若要阐明分类学的问题，通常要考虑到不同性质的综合症状，尤其是在利用被子植物雌配子体胚胎性状时，要注意到，单独利用容易得出错误的结论。

相反地，在解决分类学问题中所发生的混乱时，不要忽视胚胎学的材料，其中也包括雌配子体，因为在个别情况下，从所举的例子可以看到，这些资料可以有利于阐明某些问题。

Авакян А. А., Некоторые вопросы индивидуального развития растений, Агробиология №2, 1948.

Авакян А. А. и Ястребов М., О наличии признаков двух отцовских сортов в гибридном потомстве, Агробиология №5, 1948.

Альтгаузен Л. Ф., К вопросу об оплодотворении гречихи, Журн. опытно-агрон., т. 8, 1907.

Альтгаузен Л. Ф., К вопросу о наследственности длинно- и короткопестичности цветов у гречихи и к методике селекции этого растения, Журн. опытно-агрон., т. 9, 1908.

Альтгаузен Л. Ф., Некоторые данные из работ с гречихой, Журн. опытно-агрон., т. 11, 1910.

Александров В. Г., О строении эндосперма зерновки злака, Бот. журн. АН СССР, т. 24, № 1, 1939.

Александров В. Г., К вопросу о двойном оплодотворении, успехи соврем. биол., т. 20, № 1, 1945.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., О методе изучения анатомического строения эндосперма зерна пшеницы, Труды прикл. бот., генет. и селекц. серия 5А, 1936.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., О мозаике эндосперма пшеницы, Докл. АН СССР, т. XVII, 1937.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., Об ядре в клетках эндосперма злаков и его роли при наливе и созревании зерновок, Докл. АН СССР, т. XX, 1938.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы, Бот. журн. АН СССР, т. 24. № 5—6, 1939.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., О составе клеточных ядер в эндосперме пшеницы во время налива и созревания, Докл. АН СССР, т. XXII, 1939.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., развитие эндосперма злаков и его морфологическая оущность, Докл. АН СССР, т. XXIV, 1939.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., формирование эндосперма твердых и мягких пшениц, Докл. АН СССР, т. XXV, 1939.

Александров В. Г. и Александрова О. Г., О вакуолизации клеток

развивающегося эндосперма пшеницы, Докл. АН СССР, т. XXI, V 1940.

Арнольди В. М., Zur Embryobildung einiger Euphorbiaceae, Труды Бот. музея АН СССР. г. IX, 1912.

Бабаджанян Г. А., Об избирательной способности оплодотворения с.-х. растений, Яровизация № 4—5, 1938.

Бабаджанян Г. А., Оплодотворение и наследственность, Известия АН Арм. ССР, Ест. н., IV, 1946.

Бабаджанян Г. А., Об оплодотворении пшеницы путем ментора, Докл. АН Арм. ССР, т. IV, № 1, 1946.

Бабаджанян Г. А., роль пыльцы, как полового ментора, Агробиология № 2, 1947, стр. 19.

Бабаджанян Г. А., Избирательная способность оплодотворения с.-х. растений, Ереван, 1947.

Бабаджанян Г. А., Заметки о явлениях полового ментора у растений, Изв. АН СССР, Серия Биол. № 4, 1949.

Баранов П. А., Материалы по эмбриологии орхидных, Журн. русск. бот. об-ва, т. II, 1918 и т. IX, 1924.

Баранов П. А., О редукции женского полового поколения в семействе Orchidaceae, Бюлл. Сред.-Аз. ун-ва, 3, 1924 и 10, 1925.

Бейліс-Вирова Р. А., До ембріології й цитології жита, Онтогенетичний розвиток озимого жита *Secale cereale*, Бот. журн. АН УРСР, т. I, № 3—4. Кн. ів, 1940.

Бейліс-Вирова Р. А. До ембріології й цитології жита. II. Спостереження над дозріванням і проростанням незрілих зернівок ярого і озимого жита *Secale cereale*, Бот. журн. АН УРСР, т. II, № 3—4 (1941—1945), 1946.

Бейліс-Вирова Р. А., До ембріології і цитології жита III. Цитолого-ембріологічне дослідження ярого жита в зв'язку з стадійним розвитком злаків, Бот. журн. АН УРСР, т. IV, № 1—2, 1927.

Бейліс-Вирова Р. А., Цитолого-ембріологічне дослідження процесу післязбирального дозрівання у недозрілих зернівках ярої пшениці, Бот. журн. АН УРСР, т. V, № 2, 1948.

Бенецкая Г. К., Сперматогенезис у *Asclepias curassavica*, Праці н.-д. Інституту біології, Київ. унів., I, 1937.

Бенецкая Г. К., Наблюдения in vivo над мужскими гаметами в пыльцевых трубках *Asclepias cornuti* Deesn., *Vinca minor* L., *V. major* L., журн. АН СССР, 1939,

Бенецкая Г. К., Оплодотворение и эмбриогенез у подсолнечника при различных способах опыления, Изв. АН Арм. ССР, т. V, № 7, 1952.

Бородин И. П., Процесс оплодотворения в растительном царстве, 2-е изд., 1896.

Бородин И. П., Курс анатомии растений, 5-е изд, 1938.

Герасимова-Навашина Е. Н., Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосемянных, Морф. и анатом. растений, II, 1951.

Голубинский И. Н., О взаимовлиянии пыльцевых зерен разных видов при совместном проращивании их в искусственных средах, Докл. АН СССР, т. LIII, I, 1946.

Голубинский И. Н., Влияние смеси пыльцы и густоты посева на ее прорастание, Агробиология № 3, 1946

Голубинский И. Н., К познанию физиологии прорастания пыльцы, III. О влиянии рылец *Petunia* на прорастание пыльцевых зерен, Докл. АН СССР, т. LV, № 8, 1947.

Голубинский И. Н., особенности прорастания пыльцевых зерен *Primula officinalis* в связи с гетеростиллией, Докл. АН СССР, т. LIX, № 2, 1948.

Гуревич Л. И. и Тер-Аванесян Д. В., Новые данные о наследовании признака двух отцов у хлопчатника, Агробиол. № 5, 1950.

Дарвин Ч., Изменение животных и растений в домашнем состоянии, 1941.

Дарвин Ч., Различные формы цветов, Соч., т. VII, 1948.

Дарвин Ч., Опыление орхидей насекомыми. Перекрестное опыление и самоопыление, Соч., т. VI, 1950.

Дзюбенко Л. К., Вирощування кукурудзи з недозрілих зернівок, Бот. журн. АН УРСР, т. VI, 1949.

Дзюбенко Л. К., Спроби по ембріонально-вегетативним щепленням кукурудзи, Бот. журн. АН УРСР, т. VII, 1950.

Долгушин Д. А., О некоторых особенностях процесса оплодотворения у растений, Агробиология № 3, 1946.

Дорошенко А. В. Физиология пыльцы, Труды по прикл. бот, генет. и селекц, Т. XVIII, 1928.

Лебедев С. И. О содержании каротина в пыльце и влияние его на рост пыльцевых трубок, Докл. АН СССР, Т. LXXXV, № 8, 1947.

Лебедев С. И. Об обмене веществ в генеративной системе растений, Селекц. и семенов. № 9, 1949.

Лебединцев А. Н. Исследования по вопросам опыления гречихи, Труды Шатиловской с.-х. опытн. станц, Серия 2 в. 2, 1919.

Лысенко Т. Д., Агробиология, 1949.

Мейер К. И., Систематика архегоннальных растений, М, 1947,

Мичурин Н. В. Сочинения, Т. I—IV, 1948.

Михайлова П. В, Преодоление самостерильности мичуринским методом трансплантации рылец, Журн. общ. биол, т. X, № 4, 1951.

Модилевский Я. С, К образованию семян у некоторых крапивоцветных, Flora, 89, 1908.

Модилевский Я. С, К образованию зародыша у *Gunnera chilensis*, Berichte d. deutsch. botan. Ges, B. 26, 1908.

Модилевский Я. С, К образованию зародыша у *Euphorbia procera*, Berichte deutsch. botan. Ges, B. 27, 1909.

Модилевский Я. С, К образованию зародыша у некоторых Onagraceae, Berichte d. deutsch. botan. Ges, B. 27, 1909.

Модилевский Я. С, К образованию зародыша у некоторых Euphorbiaceae, Berichte d. deutsch. botan. Ges, B. 28 1910.

Модилевский Я. С, Об аномальном образовании зародыша у *Euphorbia palustris*, Berichte d. deutsch. botan. Ges, B. 29, 1911.

Модилевский Я. С, Об аномальных случаях развития зародышевого мешка, Записки Киев. об-ва естествоисп, т. XX, 1910.

Модилевский Я. С, К эмбриологии и цитологии *Neottia Nidus avis*. Записки Киев. об-ва естествоисп т. XXVI, 1918.

Модилевський Я. С, До вивчення поліембріонії у *Allium odorum* L, Вісник Київ. бот. саду, т. II, 1925.

Модилевський Я. С, Ембріологія, *Thesium intermedium*, Вісник Київ. бот. саду, т. VIII, 1928.

Модилевський Я. С, Жіночий гаметофіт у Angiospermae, Укр. бот. журн, т. V, 1929.

Модилевський Я. С, К поліембріонії у *Allium odorum*, Berichte d. deutsch. botan. Ges, B. 48, 1930.

Модилевський Я. С, Про утворення зародків у *Allium odorum*, Вісник Київ. бот. саду, т. XIII, 1931.

Модилевський Я. С, Цитолого-ембріологічне дослідження основних сортів *Nicotiana rustica*, Журн. Інст. бот, т. 3, 1934.

Модилевський Я. С. і Бейліс Р. А, Ембріологія пшениці від археспорія до зародка, Журн. Інст. бот. АН УРСР, т. XII—XIII, 1937.

Модилевський Я. С, До ембріології і цитології пшениці. Стадії виштігання і проростання зернівки, Журн. Інст. бот. АН УРСР, т. XXVI—XXVII, 1938.

Модилевський Я. С. і Бейліс Р. А, До ембріології і цитології пшениці. Ярі сорти пшениць і їх особливості, Журн. Інст. бот. АН УРСР, №

Модилевський Я. С. і Бейліс Р. А., До питання про пророщування недозрілих зернівок у пшениці, АН УРСР, Відділ біол. наук, № 1.

Модилевський Я. С. і Мар'янович О. В., Ембріологічні процеси в зародкових мішках, обумовлені впливом поранень кастрованих зав'язей, Доповіді АН УРСР № 2, 1939.

Модилевський Я. С., Схрещування амфідиплоїда *Nicotiana disulcovii* з деякими видами роду *Nicotiana*, Журн. Інст. бот. АН УРСР, т. ХХХ—ХХХ, 1939.

Модилевский Я. С., Стадийное развитие покрытосемянных растений, Усп. соврем. биологии, т. ХVІ, 1943.

Модилевський Я. С., До динаміки розвитку зародка і ендосперма при віддаленій гібридизації в зв'язку з гаплої дією, Бот. журн. АН УРСР, т. II, № 3—4, 1945.

Модилевський Я. С. і Бейліс Р. А., Спостереження над пшеницею, пророщеною з нестиглих зерн (з Бейліс), Бот. журн. АН УРСР, т. II, № 3—4, 1945.

Модилевский Я. С., Опыление У гречихи, Докл. АН СССР, №. 2, 1946.

Модилевський Я. С., Ембріологія *Fagopyrum esculentum*, Бот. журн. АН УРСР, т. IV, №. 1—2, 1947.

Модилевський Я. С., Апоміксис у покритонасінних рослин, Бот. журн. АН УРСР, т. V, 1948.

Модилевський Я. С., Сучасний стан питання про запліднення у покритонасінних рослин, Бот. журн. АН УРСР, т. III, 1949.

Модилевский Я. С., Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосемянных растений в связи с формированием зародыша, семени и плода, Известия АН СССР, серия биол., №. 2, 1950.

Модилевський Я. С., Огляд нових прикмет поліермії у покритонасінних рослин, Бот. журн. АН УРСР, т. VII, №. 4, 1951.

Модилевський Я. С., Чергування поколінь у покритонасінних рослин та вчення про сталійний розвиток, Бот. журн. АН УРСР, т. IX, №. 2, 1952.

Навашин С. Г., Об обыкновенной березе и о морфологическом значении халацогамии, Избр. труды. 1951.

Навашин С. Г., Об оплодотворении у вяза и орешника, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., Новые данные по эмбриологии орешника, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г. Новый пример халацогамии, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium*

Martagon и *Fritillaria tenella*, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., К истории развития халацогамии *Corylus Avellana*, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., О процессах оплодотворения у некоторых двудольных, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосемянных растений, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., Подробности об образовании мужских половых ядер у *Lilium Martagon*, Избр. труды, 1951.

Навашин С. Г., К истории развития халацогамии *Juglans nigra* и *Juglans regia*, Избр. труды, 1951.

Оксіук П. Ф., Ембріологія цукрового буряка, Вісник Київ. бот. саду No. 5—6, 1927.

Оксіук П. Ф., Аномалії в розвитку зародкового мішка, Труды физ. мат. отд. АН УССР. т. XV, 1929.

Оксіук П. Ф., Матеріали до біології цвітіння цукровного буряка, журн. Инст. бот. АН УРС No. 9, 1934.

Оксіук П. Ф., Порівняльне цитолого-ембріологічне дослідження родини *I. Reseda*, *Astrocaryus*, *II. Olygomaeris*, Журн. Инст. бот. АН УРСР No. 12, 1937.

Поддубная - Арнольди В. А. эмбриологический метод в систематике покрытосемянных растений. Изв. Ассоц. н.-и. ин-тов при физ.-мат. фак-те МГУ. т III, 1930

Поддубная-Арнольди В. А., Значение эмбриологических исследований высших растений для систематики, Успехи совр. биол, т. XXXII, в. 3/6, 1951

Поддубная-Арнольди В. А., К вопросу о ди- и полиспермии у высших растений, Изв. АН СССР, 1951.

Поддубная-Арнольди В. А., Современное состояние вопроса о бесполом размножении у покрытосемянных растений, Бот. журн. АН СССР, т. XXV, No. I, 1940.

Поляков И. М., О некоторых условиях развития пильцы в тканях пестика, Докл. АН СССР, т LXIX, No 5, 1949.

Поляков И. М., Изменение физиологических свойств тканей пестика в процессе опыления пыльцесмесь, Докл. АН СССР, LXXI, No. 1, 1950.

Поляков И. М., Взаимодействие пильцы в покоящихся пыльцесмесях и физиологическая основа этого явления, Докл. АН СССР, т. LXXIII, No. 1 1950

Поляков И. М., Проблема оплодотворения растений в ее историческом развитии, Ч. Дарвин, Соц., т. 6, 1950.

Поляков И. М. и Михайлов, Рост пыльцевых трубок в разных частях пестика и избирательность оплодотворения, Изв. АН СССР, серия биол. №. 1, 1951.

Поляков И. М., О некоторых условиях развития пыльцы в тканях пестика, Докл. АН СССР, т. LXIX, №. 9, 1949.

Презит И. И., Селективное избирательное оплодотворение, Яровизация №. 5, 1940.

Презит И. И., Биологическое значение двойного оплодотворения, Агробиология №. 5, 1948.

Тахтаджян А., Морфологическая эволюция покрытосемянных, 1948.

Тер-Аванесян Д. В., О наследовании признаков двух отцовских форм при гибридизации хлопчатника, Агробиология №. 5, 1950.

Турбин Н. В. и Богданова Е. Н., Получение растительных гибридов, происходящих от нескольких отцовских форм, Агробиология №. 1, 1948.

Турбин Н. В. и Богданова Е. Н., К вопросу о природе процесса оплодотворения у растений, Изв. АН СССР, серия биол, №. 4, 194.

Устинова Е. И., Эмбриологический анализ завязей подсолнечника при опылении смесью пыльцы, Агробиология №. 3, 1951.

Фейгинсон Н.И., Участие нескольких отцовских форм в оплодотворении кукурузы, Агробиология № 1, 194.

Финн В. В., Mal cells in Angiosperms I Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias cognati* Bot. Gaz. 80, 1925.

Финн В. В., К вопросу о существовании мужских клеток у покрытосемянных растений, Сборн. им. С. Г. Навашина, М., 1928.

Финн В. В., Einige Bemerkungen über den männlichen Gametophyten der Angiospermen, Berichte d. deutsch. Ges., 35, 1935.

Финн В. В., О пыльцевой трубке бука *Fagus silvatica*, Сборн. им. С. Г. Навашина, М., 1928.

Финн В. В., Спирні питання розвитку чоловічого гаметофіта *Angiospermae*, Наук. зап. Київ. держ. ун-ту №. 1, 1935.

Финн В. В., До історії розвитку халадогамних. *Ostrya carpinifolia* Scop., Журн. Інст. бот. АН УРСР №. 19, 1939.

Финн В. В., Темні розвитку чоловічого гаметофіта в *Angiospermae*, Праці Н.-д. ін-ту біол., т. V, №. 1, 1937.

Финн В. В., Спермні клітки у покритосемянних рослин, Бот. журн. АН СССР, т. XXV, №. 2, 1940.

Финн В. В., Оплодотворяющие элементы и половой процесс у покрытосемянных, Яровизация №. 2, ,1941.

Финн В. В., Мужские гаметы у покрытосемянных растений, Докл. АН СССР, т. V, №. 15, 1941.

Худяк М. И., До питания про утворення гаусторія у *Linum usitatissimum*, Бот. журн. АН УРСР, тV, №. 2, 1948.

Худяк М. И., Новые данные об образовании клеток в эндосперме яровых пшениц, Докл. АН СССР. т. LXXNIV, №. 1, 1952.

Цингер Н.В., Beitrage zur Kenntniss der weiblichen Blumen und Inflorescensen der Cannabineae, Flora, 85, 1898.

Чернояров М. В., Новые данные в эмбриологии *Myosurus minimus* L., Зап. Киев об-ва естествоисп., 24, 1915.

Чернояров М.В., Про нову аддобицію в розвитку нилку у *Najas major* за спостереженнями in vivo, Вісник Київ. бот. саду №. 9, 1930.

Элленгорн Я. Е. и Яблокова В. А., Физиологический анализ пыльцевого зерна *Tulipa*, Бот. журн. АН СССР, т. XXXIII, №. 5, 1948.

Элленгорн Я. Е. и Светозарова В. В., Новое в изучении оплодотворения у покрытосемянных растений, Бот. журн. АН СССР, т. XXXIV, №. 6, 1949.

Элленгорн Я. Е. и Светозарова В. В., Процесс оплодотворения у покрытосемянных растений, Изв. АН СССР, серия биол., №. 3, 1950.

Яковлев М. С., Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак, Тп. Бот. ин-та СССР, серия 7, №. 1, 1950.

Яковлев М. С., О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений, Морфолог. и анатом. растений, 1, 1951.

Яковлев М. С., О единстве эмбриогенеза покрытосемянных и голосемянных растений, Морфолт. и а анатом. растений, 11, 1951.

中科院植物所图书馆



S0001934

196

昆

6216536

58.813

378

被子植物胚胎学

潘永昌 1963.11.6

158.4 28.11.10

昆

19.9.21

58.813

11.28

378

20

6216536 注 意

1. 借書到期請即送還。
2. 請勿在書上批改圈點，折角。
3. 借去圖書如有污損遺失等情形須照價賠償。

